Einiges zur Stammesgeschichte der Spinnentiere (Arthropoda, Chelicerata)

H.F. PAULUS

Abstract: Some remarks on the phylogeny of chelicerates (Arthropoda, Chelicerata). WEYGOLDT & PAULUS (1979) and SHULTZ (1990) proposed two of the most discussed cladograms of the Arachnida, which differ in many points. One of the main difference is the position of scorpions. The first authors see in the scorpions the sistergroup of all remaining arachnids (named Lipoctena) whereas SHULTZ thinks that pseudoscorpions alone are the sistergroup of scorpions. In some new publications about fossil chelicerates the scorpions are positioned as a sistergroup of Eurypterida. This means the polyphyly of the Arachnida. Another point of discussion is the question whether the basic Arachnida invaded the land only once (so WEYGOLDT & PAULUS) or if they did it several times independently (so SHULTZ and others, mainly palaeontologists). One of the arguments of the palaeontologists is the interpretation that the early fossil scorpions had been marin. This review shows that the complex structure and function of sense organs (eyes, slit-organs, trichobothria, combs) support strongly the monophyly of the Arachnida together with the hypothesis of only one single invasion of the land. The resulting phylogenetical system of the Euchelicerata is proved with synapomorphies.

Key words: Phylogeny of Arachnida, position of Scorpiones, dendrogram of Arachnida, evolution of land adaptations.

Denisia 12, zugleich Kataloge der OÖ. Landesmuseen Neue Serie 14 (2004), 547–574

1 Einleitung

Die Chelicerata sind eine sehr alte Teilgruppe der Arthropoda. Die ältesten Fossilbelege stammen bereits aus dem Mittleren Kambrium (*Sanctacaris*, ca. 10 cm groß). Skorpione oder doch sehr Skorpion-ähnliche Tiere („Protoscorpionina": *Dolichophonus*, *Allopalaeophus*) stammen aus dem frühen Silur. Selbst weit entwickelte Gruppen wie die Webspinnen (Araneae) oder Milben (Acari) sind fossil bereits aus dem Mittleren Devon belegt (*Attercopus fimbriunguis*, SELDEN et al. 1991). Echte Euarthropoda stammen schon aus dem frühen Kambrium, also vor über 600 Millionen Jahren. Doch schon im Karbon waren schließlich alle rezenten Arachnida-Gruppen vertreten, darunter auch solche, die heute wieder ausgestorben sind (z.B. die Trigonotarbida) (PETRUNKEVITCH 1955; STØRMER 1955; SHEAR & KUKALOVÁ-PECK 1990; SELDEN et al. 1991; KRAUS 1996; DUNLOP & WEBSTER 1999).

Die rezente Großgruppe Arthropoda bestehend aus den Spinnentieren (Chelicerata, „Amandibulata") und den Mandibulata (= Crustacea + Monantennata (= Myriapoda + Hexapoda)) wurde in früheren Jahren stets als Monophylum betrachtet (z.B. SNODGRASS 1938). Mit den Arbeiten von TIEGS & MANTON (1958), ANDERSON (1973), MANTON (1977) und in der Folge SCHRAM (1978) setzte sich vor allem im angelsächsischen Raum die These einer Di- oder Polyphylie durch (bekannt als Unirامia-Konzept), während vor allem im deutschsprachigen Raum an der Monophylie nicht gezweifelt wurde (SIEWING 1985; LAUTERBACH 1973, 1980a, b; PAULUS 1979; BOUDREAUX 1979; WEYGOLDT 1986; KUKALOVÁ-PECK 1992; WÄGELE 1994). Weitere Zusammenfassungen dieser Diskussionen um die Mono- oder Polyphylie der Arthropoda finden sich in WHEELER et al. (1993) oder WILLMER (1990). Der Grund für derartige Diskrepanzen lag vor allem in der unterschiedlichen Grundphilosophie für die Interpretation von Merkmalszuständen. Während die Polyphyletiker in den stark divergierenden Merkmalszuständen verschiedener Organe sich keine Zwischenstufen im Sinne des 3. Homologiekriteriums „Kontinuierliche Abwandlungsreihen" vorstellen konnten, legten die Monophyletiker ihr Augenmerk vor allem auf die Gemeinsamkeiten und interpretierten sie als diejenigen homologen „Reste", die trotz der enormen Zeiträume (Kambrium, Silur!) in der Evolution der Arthropodengruppen für uns noch immer erkennbar als deren damalige gemeinsame evolutive Neuheiten (die heutigen Synapomorphien) überdauert haben. Jene Übereinstimmungen waren in den Augen der Polyphyletiker Konvergenzen auf Grund von Funktionszwängen, die eben als „functional constraints" die Merkmalsausprägungen kanalisierten. So sollten, um nur ein Beispiel zu nennen, die so charakteristischen Facettenaugen mit ihren Ommatidien mehrfach konvergent aus annelidenartigen Augen entstanden sein, da die Konstruktion eines Facettenauges die „optimale Lösung" auf dem Niveau einer Arthropodenorganisation ist. Dass solche funktionalen „Optimallösungen" im Detail noch immer genügend strukturellen Spielraum zulassen, zeigt sich bei detaillierteren Vergleichen solcher Konstruktionen. Die immer wieder zitierte Konvergenz zwischen einem Wirbeltierauge und dem von Tintenfischen ist eine solche, die uns jedoch nur bei einer sehr oberflächlichen Betrachtung so erscheint. Auch der Hinweis, dass Facettenaugen sowohl bei Polychaeten als auch in Grenzen bei Mollusken vorkommen, liegt auf dieser Ebene. Im Detail sind diese Augen grundverschieden gebaut.

Die Stellung der Chelicerata innerhalb der Arthropoda wurde und wird allerdings

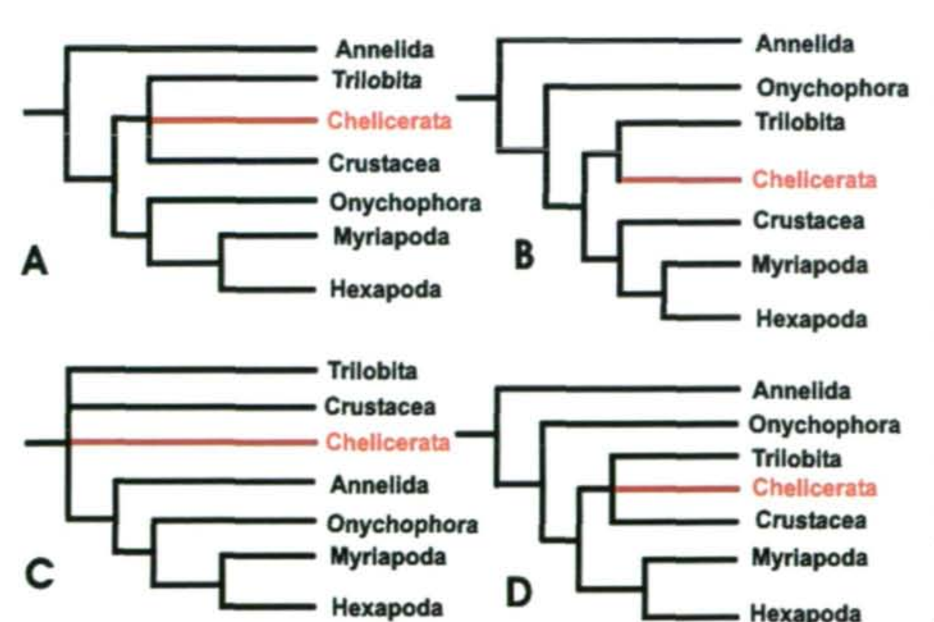


Abb. 1: Verschiedene Stammbaum-Varianten früherer Autoren nach morphologischen Daten, die die unterschiedliche Positionierung der Chelicerata in Rot darstellen. A nach TIEGS & MANTON (1958), B nach SNODGRASS (1938), C nach MANTON (1964), D nach CISNE (1974). Der Stammbaum nach SNODGRASS (1938) war bis in die neueste Zeit der am meisten akzeptierte.

nicht einheitlich gesehen (Abb. 1). WEYGOLDT & PAULUS (1979) fassten in Anschluss an LAUTERBACH (1973) als Schwestergruppe die Trilobita bzw. Trilobitomorpha auf. Diese Gruppe wurde dann als Arachnata (LAUTERBACH 1983) oder in Anschluss an WILLS et al. (1995) als Arachnomorpha bezeichnet. Vermutlich korrekt und auf jeden Fall konsequent phylogenetisch ist hierbei die Darstellung von AX (1984), nach der die Chelicerata die Schwestergruppe einer der Stammlinienvertreter der „Trilobitomorpha" sind. LAUTERBACH sah in den Olenellinae die Schwestergruppe, eine Meinung, die bis heute von Paläontologen strikt abgelehnt wird. Sie betrachten die Trilobita als Monophylum. In vielen anderen Darstellungen (in der Regel ohne Berücksichtigung der Fossilgruppen) sind die Mandibulata die Schwestergruppe der Chelicerata. WILLS et al. (1994, 1995) dagegen stellten nach einer Analyse vieler Merkmale in einem „concensus tree" die Chelicerata + Trilobita in ein Schwestergruppen-Verhältnis zu den Crustacea. WILLS bezeichnete die Gruppe als Schizoramia. Sie bildet hier die Schwestergruppe zu den Atelocerata (Monantennata, Tracheata). Doch wird die These weder durch gut begründete Synapomorphien noch durch molekulare Daten gestützt.

Durch die zahlreichen neuen Untersuchungen der Phylogenie der Arthropoda mit Hilfe von DNA-Sequenzierungsdaten haben sich völlig neue Zugänge zu den alten Diskussionen um die phylogenetischen Positionen der Arthropoda-Grossgruppen ergeben. Besondere Neuerungen und Streitpunkte sind Ergebnisse, nach denen die Crustacea die Schwestergruppe der Insecta (Hexapoda) unter Ausschluss der Myriapoda darstellen (Abb. 2). Diese neue Gruppierung wird Pancrustacea (z.B. REGIER & SHULTZ 1997 GIRIBET & RIBERA 2000, GIRIBET et al. 2001) oder neuerdings auch Tetraconata (benannt nach dem gemeinsamen Besitz eines vierteiligen Kristallkegel – Tetraconus – im Ommatidium des Facettenauge, DOHLE 2001) genannt. Danach wären die Hexapoda (Insekten) sozusagen terrestrische Krebse. Einige Untersuchungen legen sogar nahe, dass nur die Malacostraca die Schwestergruppe der Insekten sind (OSORIO et al. 1995, 1997; STRAUSFELD 1998; GARCIA-MACHADO et al. 1999), eine Hypothese, die bereits HANSTRÖM vertreten hatte (HANSTRÖM 1926, 1928, 1940). Die Myriapoda, im Monantennata (Tracheata)-Konzept bislang entweder als Ganzes oder doch wenigstens mit der Teilgruppe Progoneata (= Symphyla + Dignatha (= Diplopoda + Pauropoda)) die Schwestergruppe der Hexapoda (DOHLE 1980, 1996), sind nun entweder die Schwestergruppe der nun neu benannten Pancrustacea-Crustaceomorpha-Tetraconata (z.B. WHEELER et al. 1993, WHEELER 1998a, b; ZRZAVÝ et al. 1998; GIRIBET et al. 2001; DOHLE 1997, 2002; PAULUS 2000, 2003) oder der Chelicerata bzw. gar aller übrigen Euarthropoda (FRIEDRICH & TAUTZ 1995, 2001; HWANG et al. 2001). Die zur Zeit als am wahrscheinlichsten angesehenen im wesentlichen übereinstimmenden „most parsimonous trees" sind die von WHEELER et al. (1993), WHEELER (1998a, b) und ZRZAVÝ et al. (1998). Sie werden durch die neuen Daten von EDGECOMBE et al. (2000), GIRIBET & RIBERA (2000), SHULTZ & REGIER (2000) oder GIRIBET et al. (2001) gestützt. Danach kann es nun als höchstwahrscheinlich angesehen werden, dass die Arthropoda eine monophyletische Gruppe darstellen, auch wenn FRYER (1996) versuchte, die alten Thesen von MANTON (1964, 1973) der polyphyletischen Entstehung wiederzubeleben. Diese Befunde sind wichtig, da sie bestätigen, dass

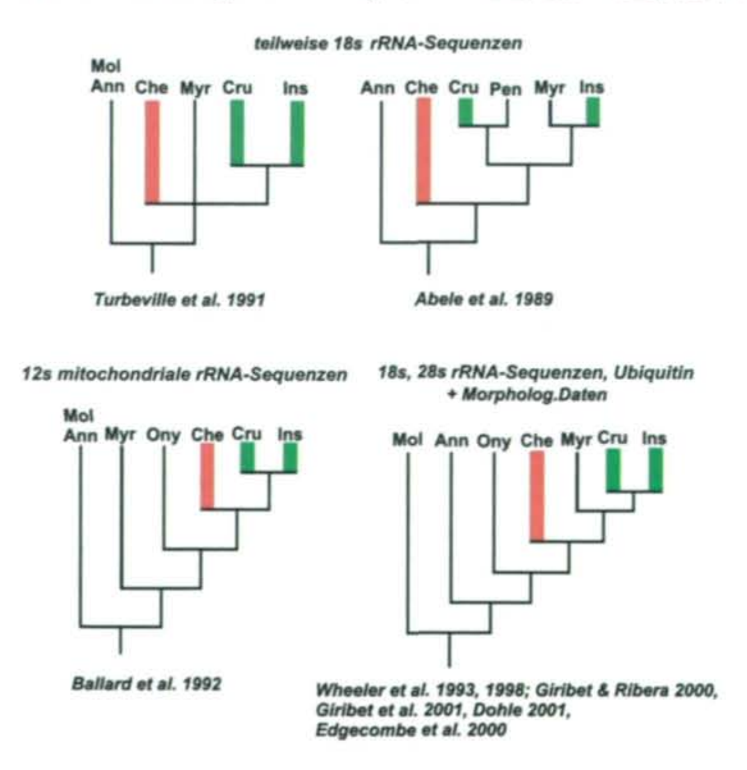


Abb. 2: Stammbäume nach den Resultaten molekularer Untersuchung. Die Autoren und deren Dendrogramme sind einzeln dargestellt. Als einigermaßen „stabil" gilt inzwischen das Schwestergruppenverhältnis Crustacea + Hexapoda (= Insecta).

die alten Argumentationen mit Hilfe von Synapomorphien im Prinzip richtig waren. Eine aktuelle Zusammenfassung vieler Diskussionen findet sich im Sammelband von FORTEY & THOMAS (1998) und in EDGECOMBE et al. (2000). Die Diskussionen über die Stellung der Teilgruppen innerhalb der Arthropoda ist allerdings noch immer im Gang, da auch die molekularen Daten sehr widersprüchliche Ergebnisse erbrachten. Für die Chelicerata liegen in diesem Zusammenhang noch immer erstaunlich wenige detaillierte Untersuchungen vor. Meist wurden sie mit einigen wenigen Taxa im Rahmen der Arthropoda-Gesamtphylogenie mitbehandelt (z.B. REGIER & SHULZ 1998; GIRIBET & RIBERA 2000; EDGECOMBE et al. 2000). Die ausführlichste Darstellung findet sich bei GIRIBET et al. (2002), in der zum Verständnis der Phylogenie der Weberknechte einige Arachnida-Taxa mitverarbeitet wurden. Doch auch hier wurden aus pragmatischen (!) Gründen die Daten von Pseudoskorpionen und Skorpionen einfach weggelassen.

Trotz der molekularen Stammbäume haben wir daher noch immer kein einheitliches Bild der Stammesgeschichte, da wohl auf Grund des hohen Alters der Gruppen auch die molekulare Datenlage keine stabilen Stammbaumberechnungen ergaben (siehe die verschiedenen Dendrogramm-Berechnungen in GIRIBET et al. 2002). Dies zeigt besonders deutlich, dass Stammbäume nichts anderes als Hypothesen sind, deren Wahrscheinlichkeitsaussagen von der Datenlage abhängen. Ein Stammbaumvorschlag im morphologischen Bereich ist dann falsifiziert, wenn durch neue Erkenntnisse sich neue und besser begründete Synapomorphien ergeben und die alten Argumente sich als Folge von Konvergenzannahmen oder Interpretationen als Symplesiomorphien erwiesen haben.

2 Die Stellung der Arachnida

Auf Grund des hohen Alters und der damit zu erwartenden hohen Diversivikation der Teilgruppen wurde bereits in früheren Systemen die Auffassung über die Verwandtschaft der Arachnida untereinander und mit anderen Arthropoden sehr kontrovers diskutiert (z.B. LANKESTER 1881; BÖRNER 1902; SHAROV 1966 etc.). Einige Autoren vertreten eine polyphyletische Entstehung der terrestrischen Arachnida (z.B. VAN DER HAMMEN 1977; GRASHOFF 1978), andere deren monophyletischen Ursprung (FIRSTMAN 1973; PAULUS 1979, WEYGOLDT & PAULUS 1979; WEYGOLDT 1986; SHULTZ 1990 etc.). Eine gute Zusammenfassung vieler dieser Diskussionen findet sich in WEYGOLDT & PAULUS (1979) und in WHEELER & HAYASHI (1998). Neuere Darstellungen zur Phylogenie der Arachnida anhand einiger neuer struktureller Daten sind die von WEYGOLDT (1998) und DUNLOP & WEBSTER (1999). Letztere Autoren vertreten die zur Zeit wieder neu diskutierte Meinung der Polyphylie der Arachnida, indem sie annehmen, die Scorpiones seien die Schwestergruppe der Eurypterida. Dies würde mindest eine zweimalige Eroberung des Landes durch Arachnida-Vertreter bedeuten.

Im Folgenden soll eine Neubewertung der alten und neuen Daten im Zusammenhang mit verschiedenen neueren Stammbaumvorschlägen vorgenommen werden. Dabei wurde es wieder deutlich, dass noch immer für viel zu wenige Merkmale konsequent vergleichende Untersuchungen durch alle Teilgruppen existieren. Daraus resultiert ein großes Handicap für die Gesamtdiskussion und der Analyse der Merkmale in einem Argumentationsschema der phylogenetischen Systematik. Schöne Ausnahmen sind die Arbeiten von ALBERTI (1995, 2000) zur vergleichenden Ultrastruktur der Spermien. Die andere Schwierigkeit ergibt sich aus der Tatsache, dass fossiles Material zwar genügend vorhanden ist, dieses aber notgedrungen nicht mit derselben Genauigkeit untersuchbar ist. Der schlechte Erhaltungszustand lässt leider der Interpretation sehr viel Spielraum und wird daher oft genug durch Vorhypothesen stark beeinflusst. So hält sich nach wie vor hartnäckig die Behauptung, dass die frühen fossilen Skorpione aus dem Silur und später noch marin waren und diese ein komplettes Facettenauge besessen haben sollen. Dabei wird aber nicht klar gezeigt, dass die angeblich auf marine Lebensweise hindeutenden Merkmale (z.B. Kiemen) tatsächlich solche sind. Ein methodisches und aus dem Argumentationsschema einer phylogenetischen Systematik sich ergebendes Problem ist, ob es

sich bei den betreffenden Formen tatsächlich um Skorpione handelt. Dazu muss aber zuvor in einem phylogenetisch-systematischen Sinn klar definiert werden, was denn Skorpione sind und ob diese eine monophyletische Gruppen bilden. Es besteht daher stets die Gefahr, dass man entweder in eine „Autapomorphie-Falle" (BOURGOIN & CAMPBELL 2002) oder treffender in eine „Symplesiomorphie-Falle" gerät, in dem man Merkmalszustände wie „vorhanden" und „fehlend" als Gruppencharakteristika behandelt (Mandibulata – Amandibulata oder Pterygota – Apterygota). Speziell durch „Merkmal fehlend" gegenüber gemeinsame plesiomorphe Merkmalszustände (2. Antennen vorhanden bei den Crustacea gegenüber 2. Antennen reduziert bei den danach benannten Monantennata = Atelocerata = Tracheata) als abgeleitet klassifizierte Gruppierungen entpuppten sich nahezu immer als paraphyletische Gruppen („Reptilia", „Myriapoda", wahrscheinlich auch die Crustacea). Vielfach stammen die Belege fossiler Skorpione nämlich aus dem fossilen „Übergangsfeld" mariner Eurypterida (Gigantostraca) zu urtümlichen Arachnida-Vorläufern, die in einigen Gattungen in der Tat sehr skorpion-ähnlich aussehen (z.B. *Mixopterus*, *Megalograptus* oder *Carcinosoma*). Sie werden daher vielfach auch als Seeskorpione bezeichnet. Das Paradeobjekt mit angeblichen Facettenaugen, *Palaeophonus* aus dem Silur, entpuppte sich bei Überprüfung der Originalarbeiten als krasse Fehlinterpretation. Die angeblichen Facettenaugen sind lediglich mit dunklen Punkten durchsetzte Linsenaugen, wie sie in genau derselben Strukturierung und Dimensionen auch in den Medianaugen dieses Tieres vorkommen (PAULUS 1979, WEYGOLDT & PAULUS 1979). Die alternative Bewertung müsste dann auch die Medianaugen als Facettenaugen interpretieren, wofür es nun gar keine Anhaltspunkte gibt. Als starkes Argument für eine marine oder limnische Lebensweise werden die (angeblichen) Kiemen auf der Ventralseite des Opisthosomas bei der fossilen Gattung *Waeringoscorpio* aus dem Devon (STØRMER 1970; KJELLESVIG-WAERING 1986; DELLA CAVE & SIMONETTA 1989) betrachtet. Doch die Illustrationen dazu wirken nicht sehr überzeugend. Diese als Kiemen interpretierten Strukturen ragen ähnlich wie bei Eurypterida aus den großen abdominalen Platten hervor und unterscheiden sich angeblich nicht von ähnlichen Gebilden bei Formen mit Buchlungen (siehe auch SHEAR & KUKALOVÁ-PECK 1990). Mir drängt sich hierbei eher der Verdacht auf, dass es sich am Ende einfach nur um laterale Ausquetschungen handelt.

Aus diesen kontroversen Diskussionen, die sich zum Teil aus den Daten bzw. Interpretationen der Paläontologen ableiten, zum Teil aber in den Synapomorphie-Schemata andersartige Bewertungen von Merkmalszuständen sind, ergeben sich einige kritische Fragestellungen. Dabei stellt die Frage nach der phylogenetischen Position der Scorpiones eine entscheidende Rolle:

1. Sind die Scorpiones die Schwestergruppe der übrigen Arachnida (so WEYGOLDT & PAULUS 1979, WEYGOLDT 1998)?
2. Sind die Scorpiones die Schwestergruppe der fossilen Eurypterida (so DUNLOP & WEBSTER 1999) bzw. der Gruppierung Xiphosura + Eurypterida (SMITH 1990)?
3. Sind die Scorpiones eine Schwestergruppe der Pseudoscorpiones (so SHULTZ 1990)?
4. Sind die Scorpiones (inkl. der fossilen frühen Vertreter aus dem Silur,) überhaupt eine monophyletische Gruppe? Falls die frühen Skorpione marin waren, bedeutet dies zwingend, dass die Landeroberung innerhalb der Arachnida mindestens zwei Mal unabhängig erfolgt sein muss (so KRAUS 1976; DUNLOP & WEBSTER 1999).

Aus diesen Fragen ergeben sich eine Reihe sehr unterschiedlicher Ansätze für das Verständnis der Phylogenese der heutigen Arachnida. Dazu gehören

5. Sind die Arachnida monophyletisch (so WEYGOLDT & PAULUS 1979)?

Sollten sie nicht monophyletisch sein, bedeutet dies automatisch, dass eine ganze Reihe der Anpassungen an eine terrestrische Lebensweise konvergent sein müssen. Das ist natürlich a priori nicht undenkbar, schließlich haben Arthropoda mehrfach unabhängig das Land erobert, doch müssen die Argumente für oder dagegen sorgfältig geprüft werden.

6. Wir werden im Folgenden sehen, dass speziell die für eine terrestrische Lebensweise spezifischen Sinnesorgane trotz der Annahme einer hohen Anfälligkeit für Konvergenzen ziemlich massiv für eine nur **einmalige** Entstehung sprechen.

Leider haben auch die molekularen Stammbäume bislang keine Klärung für unsere Fragen gebracht. Das liegt u.a. an der bisher viel zu geringen Datenlage (zu wenige unabhängige Marker) und dass hierfür zu wenige Taxa untersucht worden sind. Dazu muss leider prinzipiell angemerkt werden, dass trotz der sehr zahlreichen molekularen Untersuchungen der Großtaxa der Arthropoda noch immer kein Konsens erreicht werden konnte. Dies mag die Schwierigkeiten beleuchten, die Stammesgeschichte der Organismen auch mit Hilfe molekularer Daten zu rekonstruieren.

3 Besprechung einiger Merkmale

Merkmale, die zur phylogenetischen Analyse herangezogen wurden, sind sehr vielfältig. Ausführliche Besprechungen mit allerdings unterschiedlichen Bewertungen finden sich in WEYGOLDT & PAULUS (1979), LAUTERBACH (1980a, b), VAN DER HAMMEN (1989), SHULTZ (1989, 1990) und neuerdings in WEYGOLDT (1998).

3.1 Die Körpergliederung

3.1.1 Das Prosoma

Der Körper der Chelicerata besteht aus zwei Tagmata, einem Prosoma und einem Opisthosoma. Das Prosoma umfasst eine präorale/prächelicerale Region und sechs durch entsprechende HOX-Gene regionalisierte postorale Segmente, die bereits embryonal Extremitäten besitzen (DAMEN et al. 1998; TELFORD & THOMAS 1998). Die 1. Antennen fehlen. Ob sie völlig reduziert sind und mit ihnen der dazugehörige Gehirnabschnitt, das Deutocerebrum, wie bislang angenommen wird, ist derzeit wieder Gegenstand neuer Diskussionen (TELFORD & THOMAS 1998; COOK et al. 2001; SCHOLZ 2001; BUDD 2002; HUGHES & KAUFMAN 2002). Danach wurde sogar angenommen, dass die Chelicere dem Segment der 1. Antenne entspricht (neuerdings wieder MITTMANN & SCHOLTZ 2003). Untersucht wurden die Expressionsmuster von HOX-Genen entlang der Körperlängsachse. Dabei geht man davon aus, dass identische HOX-Gene homologe Segmentgrenzen markieren. Diese Meinung wird jedoch nicht allgemein geteilt bzw. sogar ausdrücklich gezeigt, dass die kritiklose Anwendung zu Fehlschlüssen führt (ABZHANOV et al. 1999). HOX-Gene gehören nämlich zu einem sehr frühen Erwerb aller Tiere und werden vielleicht lediglich als allgemeine genetische Module zur Regionalisierung von Körpern sozusagen hin- und hergeschoben. Dies macht ihren Wert für Homologisierung sehr problematisch. Ein weiteres spezielles Problem oder Merkwürdigkeit in diesem Zusammenhang ist, dass für das Antennensegment und das Chelicerensegment keine HOX-Expression zu existieren scheint (BEEMAN et al. 1993; DENELL et al. 1996).

3.1.2 Was ist ursprünglich im Bau des Prosoma?

Die meisten Arachnida haben ein einheitlich geschlossenes Prosoma. Da dies in gleicher Weise bereits die Merostomata, die fossilen Aglaspida und die Eurypterida hatten, muss dies als ursprünglich angesehen werden. Das bedeutet, dass die Gruppen, die ein geteiltes Prosoma aufweisen, dies sekundär erlangt haben. Hierher gehören die Palpigradi, Solifugae und die Uropygi-Schizopeltidia. Ihr sogenanntes Proterosoma umfasst als Extremitäten die Cheliceren, Pedipalpen und die beiden ersten Laufbeinpaare. Dies erinnert in seiner Gliederung an den alten Arthropodenkopf, so dass die Annahme bestechend erscheint, dieser Zustand sei der ursprüngliche (z.B. KRAUS 1976). Wenn dem so wäre, würde dies allerdings bedeuten, dass ein einheitliches Prosoma vielfach konvergent entstanden ist, auch bei den so ursprünglichen Xiphosura oder Aglaspida. Dies ist jedoch unwahrscheinlich. Es muss daher gute funktionelle Gründe geben, ein geschlossenes Prosoma sekundär zu unterteilen. Eine naheliegende Hypothese vertraten WEYGOLDT & PAULUS (1979), nach der alle diese Formen von Zwergtypen abstammen, auch die sekundär wieder vergrößerten Solifugae. Die sekundäre Unterteilung der Prosomaplatte ermöglicht eine größere Beweglichkeit des Vorderkörpers. Bei dieser

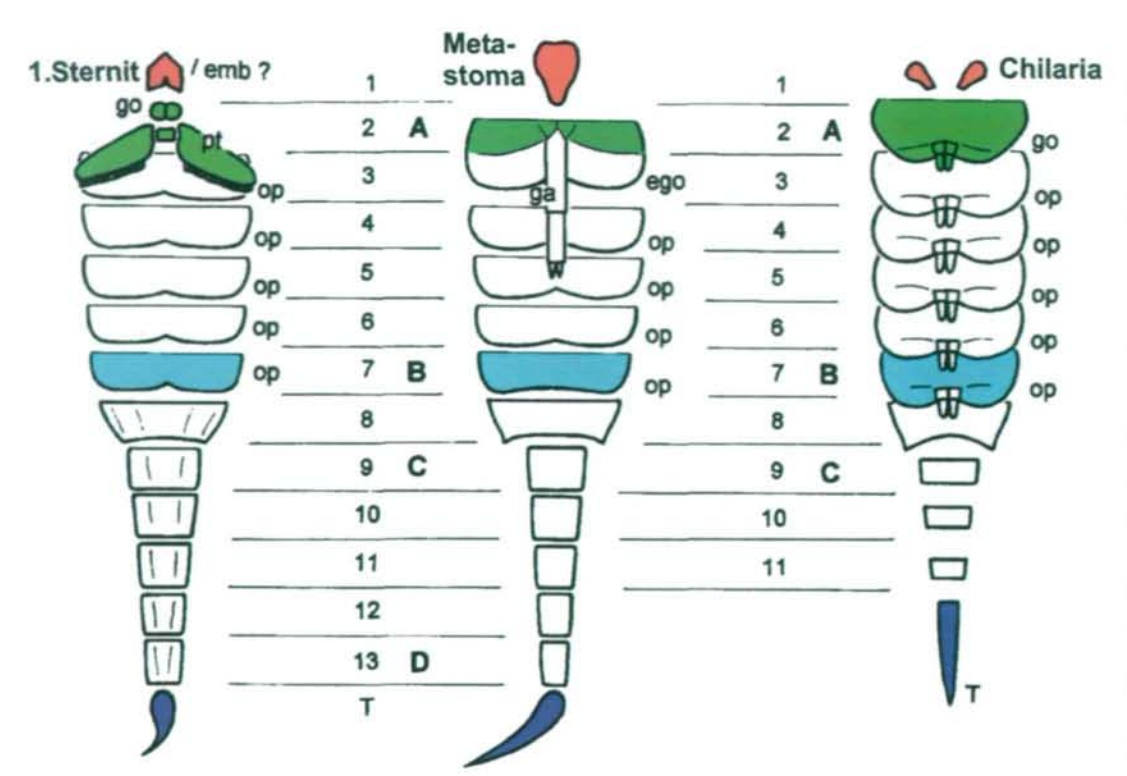


Abb. 3: Mutmaßliche Homologien der ventralen Segmente des Opisthosomas eines paläozoischen Skorpions (links), eines skorpion-ähnlichen Eurypteriden (Mitte) und eines Synziphosuriden (rechts). Das Modell hat einige morphologische Fixpunkte: Genitalsegment (A), das letzte Opisthosomasegment, das noch Extremitäten trug (B), das 1. Segment des Postabdomens und das letzte (13.) Segment (D). Die Segmente der Bereiche A-D = Präabdomen, wie es in ähnlicher Form bei Xiphosura, Eurypterida und Scorpiones vorkommt. C-D = Postabdomen, das bei Skorpionen und Eurypteriden vorkommt und von DUNLOP & SELDEN (1999) als deren Synapomorphie betrachtet wird. Sonstige Abkürzungen: T = Telson; emb = embryonaler Anhang; go = Genitaloperculum; ego = Genitaloperculum eines Eurypteriden, das durch Fusion eines Paares Anhänge entstanden ist; pt = Pectines (Kämme); ga = Genitalanhang; op = Operculum (Extremitätenderivat, das bei Eurypterida als „Blattfuß" bezeichnet wird); verändert nach DUNLOP & SELDEN (1999).

Unterteilung handelt es sich um eine funktionelle, da die Muskelversorgungen zeigen, dass hierbei keineswegs die alten Tergite reaktiviert wurden, sondern davon unabhängige neue Platten entstanden sind. Dies würde eine Reihe weiterer Merkmale dieser Gruppen erklären.

Weitere Erörterungen des Prosoma-Baus hängen mit der Frage zusammen, wie denn der Kopf der Euarthropoda im Grundplan gestaltet war. Traditionell ging man von zwei präoralen Segmenten mit Extremitäten als 1. Antennen und einem präantennalen weiteren Segment aus, dessen Extremität das Labrum sein könnte. Diesem folgten 4 (z.B. WEYGOLDT 1986) oder nur 3 Spaltbeinpaare tragende postorale Segmente (z.B. WALOSSEK 1993). Letztere These wird durch molekular-genetische Befunde gestützt. Eine „engrailed"-Expression findet sich auf dem 1. Maxillensegment der Crustacea und Hexapoda, worin die ursprüngliche hintere Grenze des Kopfes gesehen wird (SCHOLTZ 1994, 1997, 2001; COOK et al. 2001). Für die Existenz von zwei präoralen Segmenten sprechen inzwischen sowohl zahlreiche Fossilfunde (BUDD 2002) als auch molekular-genetische Daten (HAAS et al. 2001). Für die Chelicerata ist in diesem Zusammenhang weiters wichtig, dass zwar die 1. Antennen fehlen, das dazugehörige Segment (Deutocerebralsegment) jedoch nach wie vor existiert und über Homeobox-Gene nachgewiesen werden konnte (TELFORD & THOMAS 1998). Hinweise für die Existenz eines präantennalen Segmentes konnten in den molekulargenetischen Arbeiten nicht gefunden werden. Doch muss, wie bereits angedeutet, darauf hingewiesen werden, dass nicht alle Autoren den Wert für diese Art des Homologisierens akzeptieren (z.B. ABZHANOV et al. 1999).

3.1.3 Das Opisthosoma

Das Opisthosoma setzte sich ursprünglich aus 12 Segmenten zusammen, an deren Ende sich ein mit dem Telson verschmolzenes 13. Segment befindet (WEYGOLDT & PAULUS 1979; SHULTZ 1990; ANDERSON & SELDEN 1997). Diese Interpretation ergibt sich aus der vergleichenden Analyse mit den fossilen Olenellida und Aglaspida, auch wenn deren Stellung entweder als Trilobitenartige (Ansicht der meisten Paläontologen) oder als prächeliceraten-artige Formen (z.B. DUNLOP & SELDEN 1997) nicht gesichert ist. Danach ist die Bezeichnung Telson für den Schwanzstachel der Xiphosura oder den davon abgeleiteten Giftstachel der Skorpione nicht ganz korrekt. Bei den Uropygi (Geißelskorpione) und den Palpigrada ist er in das sekundär gegliederte Flagellum umgewandelt, das allerdings mehrfach unabhängig wieder reduziert wurde.

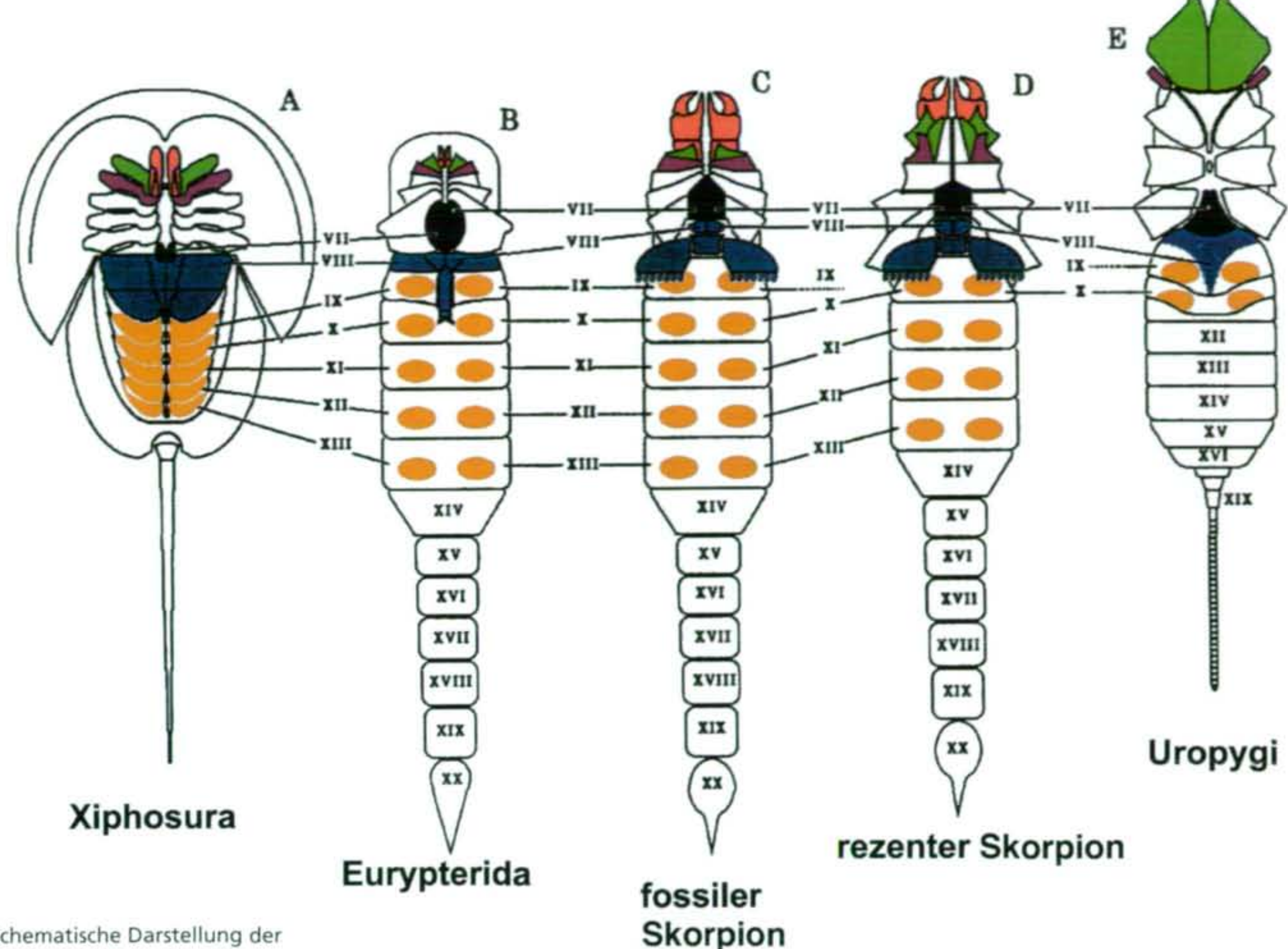


Abb. 4: Schematische Darstellung der angenommenen Homologie von Opisthosoma-Segmenten bei einigen Chelicerata nach STOCKWELL (1990, verändert). **A**: Xiphosura (*Limulus*), **B**: Eurypterida, **C**: fossiler Protoscorpionide, **D**: rezenter Skorpion, **E**: Uropygi. Die römischen Zahlen kennzeichnen die Körpersegmente. Das 1. Opisthosomasegment entspricht dem VII. Körpersegment. Das blaue Segment ist das VIII. (Genital)-Segment mit seinen Anhängen. Die braun-orangen Markierungen stellen die Positionen der Atmungsorgane dar. Das schwarz markierte Segment ist das 7. Körpersegment mit seinen Anhängen. Die Cheliceren sind rot, die Pedipalpen grün dargestellt. Bei den Arachnida, Eurypterida und Scorpiones haben wir hier also 13 Opisthosomasegmente. Scorpiones und Eurypterida haben auch ein Telson, wodurch sie eigentlich 14 haben. Dies widerspricht der Annahme, dass 12 Segmente ursprünglich für die Chelicerata sind. STOCKWELL nimmt also an, dass Arachnida meist 13 Opisthosomasegmente haben und kein Telson. Außerdem sieht er in Sterniteigenheiten eine Ähnlichkeit zwischen Eurypterida und Scorpiones, die deren Synapomorphie sein soll.

STOCKWELL (1990) und DUNLOP & WEBSTER (1999) haben aber nach Untersuchung fossilen Materials für einen Grundplan mit 13 vollen Opisthosomasegmenten plädiert, da sie sowohl bei paläozoischen Skorpionen als auch bei skorpionsähnlichen Eurypterida ein Mesosoma aus 8 Segmenten (inkl. 1. Segment) mit zusammen 5 Paaren Buchlungen (statt 4 Paaren) fanden, der Schwanz mit seinem Stachel (Metasoma) demnach erst am 9. Segment beginnt (Abb. 3, 4). Sie sehen darin eine Synapomorphie mit den Eurypterida. Doch die meisten fossilen und vor allem alle rezenten Scorpiones weisen ein Mesosoma aus 7 Segmenten mit nur 4 Paar Buchlungen auf. Demnach könnte die Interpretation auch so sein, dass eine Opisthosomagliederung mit 13 vollen Segmenten eine Synapomorphie der Arachnida + Eurypterida ist, hierin die Scorpiones jedoch eine paraphyletische Gruppe darstellen, deren ursprünglicheren Teilgruppen noch etliche Plesiomorphien mit den Eurypterida gemeinsam haben (z.B. marine Lebensweise, Facettenaugen, unpaare Klauen etc.), deren abgeleitete Gruppe (nämlich die Scorpiones) jedoch die Schwestergruppe der Lipoctena ist. Ihre Gemeinsamkeit wäre dann die Reduktion dieses 13. Segmentes (besser eines Segmentes des Metasomas). Damit im Zusammenhang steht die übergeordnete Diskussion, ob die Eurypterida eine Schwestergruppe der Xiphosura sind (als Merostomata) oder wie heute vermehrt angenommen wird, eine Schwestergruppe der Arachnida (z.B. MEGLITSCH & SCHRAM 1991). Eine Paraphylie der Scorpiones muss jedoch nur dann angenommen werden, wenn die Angaben der Paläontologen bezüglich einer marinen Lebensweise ursprünglicher Scorpiones, des Besitzes von Facettenaugen oder Kiemen auch tatsächlich zutreffen. Eine Überprüfung der Fossilbelege lassen mich ähnlich wie WEYGOLDT (1998) jedoch massiv an diesen Interpretationen zweifeln.

Aus all den neuen Diskussionen ergibt sich die Notwendigkeit, das Gesamtthema der Phylogenie der Chelicerata neu zu diskutieren.

3.1.4 Das überzählige Segment der Skorpione

Lange Zeit war es ein Problem, dass die Skorpione, verglichen mit den Eurypterida und auch den übrigen Chelicerata, am Opisthosoma ventral ein Segment mehr zu haben schienen. Wenn man das Genitaloperculum und die Fächerlungen als Extremitätenabkömmlinge wertet, das 2. Opisthosomasegment als Genitalsegment auffasst, dann haben sie mit den Kämmen (Pectines) ein Extremitätenpaar mehr. Die Gesamtzählung ergibt sich schließlich aus der Embryonalentwicklung der Skorpione, in der tatsächlich 13 Segmente angelegt werden. Doch sehr früh wird das erste in das Prosoma inkorporiert (PETRUNKEVITCH 1922). WEYGOLDT & PAULUS (1979) nehmen daher an, dass dieses Segment auf seiner Ventralseite sekundär unterteilt ist, wie dies gelegentlich auch bei anderen Arthropoden vorkommt (z.B. Notostraca, Diplopoda oder auch nur bei Extremitäten, wie bei den Spinnwarzen der Araneae). Ein guter direkter Beleg dafür ist die Muskelversorgung. Die segmentale Sehne dieses 2. Opisthosoma-Segmentes ist nämlich nicht mitgeteilt worden. Wie bei den anderen Arachnida zieht vom Tergit 2 nur ein Paar Dorsoventralmuskeln zu dieser Sehne. Ein weiteres Argument ergibt sich aus den lateralen Blutgefäßen, die ebenfalls im Bereich des 2. Opisthosomasegments doppelt vorkommen (Abb. 5). Daraus folgt, dass auch die Skorpione primär die gleiche Anzahl von opisthosomalen Segmenten wie die übrigen Chelicerata besessen haben und die Dorsalseite dies widerspiegelt. Daraus folgt, dass die Teilung dieses Segmentes eine Synapomorphie der Scorpiones darstellt. Damit gekoppelt sind weitere synapomorphe Merkmale: kleine paarige Genitalopercula, 1 Paar großer Kämme und das Fehlen der Atemstrukturen am Genitalsegment. Mit dem Operculum gekoppelte Lungen finden sich bei den Uropygi, Amblypygi und den Araneae.

3.1.5 Ausprägungen des Prätarsus

Alle rezenten Arachnida haben paarige Klauen am Prätarsus. Unpaare Klauen finden sich dagegen bei fossilen, als Skorpione interpretierten Formen. Ebenso haben die primär als marin bekannten Trilobita, Xiphosura, Eurypterida und Pantopoda unpaare Klauen. Ähnlich wie für die marinen Crustacea sind demnach unpaare Klauen der ursprüngliche Zustand. Paarige Klauen haben dagegen auch die terrestrischen Myriapoda (allerdings nur Chilopoda: Scutigeromorpha und Symphyla) und die Hexapoda. Unpaare Klauen treten hier offenkundig als sekundäre Abwandlung auf (so bei Collembola, Protura oder einige Larven der Holometabola: polyphage Coleoptera). Demnach sind paarige Klauen innerhalb der Arthropoda mehrfach unabhängig entstanden. Das bedeutet aber nicht, dass sie für die einzelnen Großgruppen nicht dennoch synapomorph sein können. So spricht die Verteilung auf alle rezenten Arachnida durchaus für die nur einmalige Entstehung. Zumindest ist diese Interpretation dann wahrscheinlich, wenn die Scorpiones die Schwestergruppe der übrigen Arachnida bilden und die fossilen Vertreter dieser Gruppierung als paraphyletische skorpionsähnliche „Stadienvertreter" angesehen werden. Im Stammbaum von SHULTZ (1990) müssen paarige Klauen wegen der angenommenen Position der Scorpiones innerhalb der Arachnida mehrfach konvergent entstanden sein. Bedenkenswert ist jedoch, dass paarige Klauen offenbar auch bei Pantopoda vorkommen. DUNLOP (2002) hat kürzlich die Feinstrukturen der Klauen genauer vergleichend untersucht, um Argumente für die unterschiedlichen Annahmen zu finden. Danach kommt er zum Schluss, dass Klauenglieder mit paariger Kralle und einer mittleren „Apotele" (Empodium) bei Pantopoda, ja sogar bei frühen fossilen Skorpionen (*Palaeoscorpius*) ähnlich der Gattung *Wein-*

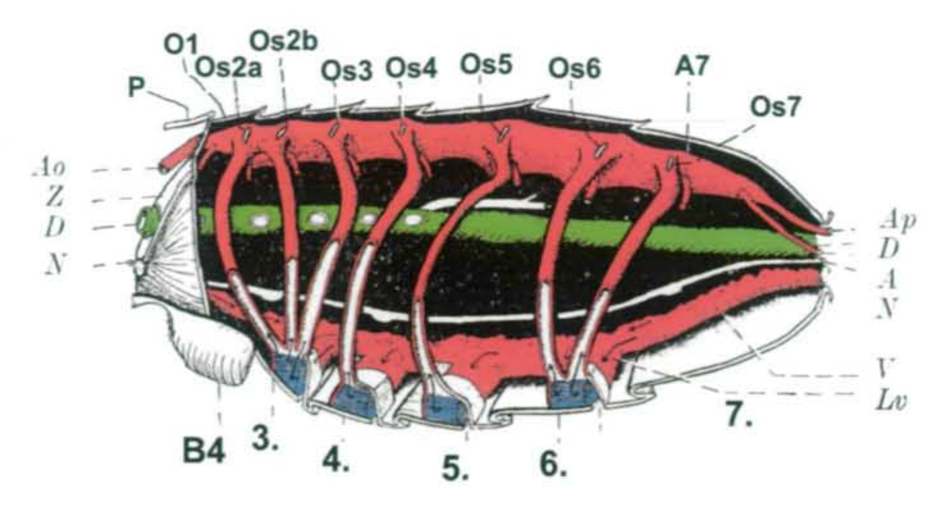
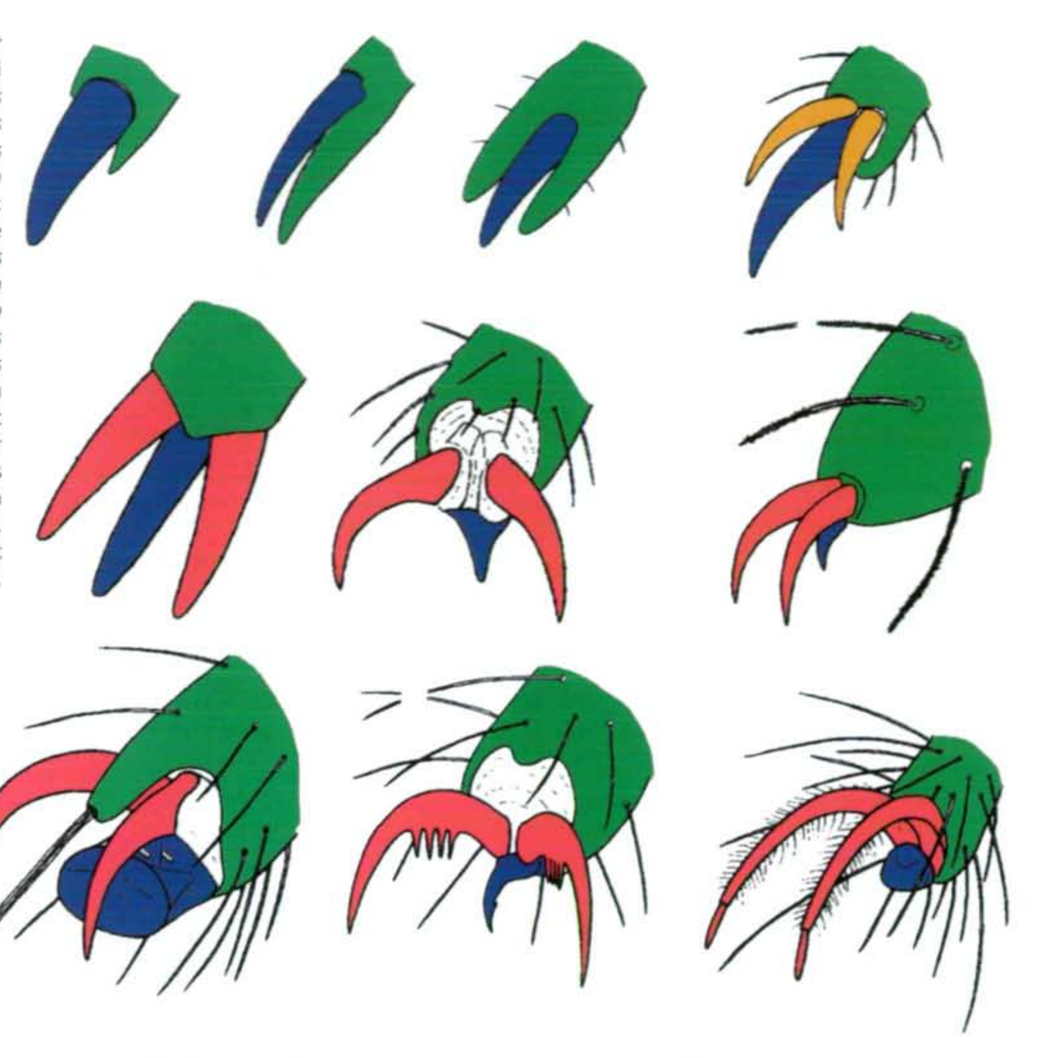


Abb. 5: Lungenvenen eines Skorpions (etwas schematisiert): Das dorsale Herz erstreckt sich vom dorsalen Diaphragma am Ende des Prosoma (P) durch das Mesosoma (aus 7 Segmenten) bis unter sein Tergit 7. Es hat 7-8 Ostienpaare (Os), die denen je ein Paar Seitenarterien entspringen. Man beachte, dass die Lungen (blau) des Segmentes 3 von drei Venen versorgt wird; das ist eine Vene mehr als von der Segmentzahl im Opisthosoma zu erwarten wäre. Auch die Zahl Arterien ist 8 statt 7. Dies spricht ebenfalls für die Verdopplung des 2. Opisthosomasegmentes bei den Skorpionen. Sonstige Abkürzungen: O = Opisthosomasegment; A = Arterie; Ao = Aorta anterior; Ap = Aorta posterior; B4 = letztes Prosoma-Laufbein; D = Mitteldarmkanal; Lv = medioventraler Abschnitt der Lungenvene; N = ventraler Ganglienstrang; V = ventrale Vene; Z = Zwerchfell (verändert nach BUISSON aus KAESTNER 1963).

Abb. 6: Darstellung verschiedener Typen eines Prätarsus bei Chelicerata: **a**: *Diploaspis* (Chasmataspida, fossil), **b**: *Limulus* (Xiphosura), **c**: *Baltoeurypterus* (Eurypterida, fossil), **d**: *Achelia* (Pantopoda, rezent), **e**: *Palaeoscorpius* (Scorpiones, fossile Stammgruppe), **f**: *Buthus* (Scorpiones, rezent), **g**: *Eukonenia* (Palpigrada, rezent), **h**: *Charon* (Amblypygi, rezent), **i**: *Liphistius* (Araneae, rezent), **k**: *Galeodes* (Solifugae, rezent). Der Telotarsu ist grün, die paarige Klauen rot (bei Pantopoda gelb, wegen der unseren Homologie), das Empodium blau dargestellt (nach verschiedenen Autoren, zusammengestellt und verändert aus DUNLOP 2002).



bergina (Xiphosurida s.lat.), rezenten Skorpionen, sowie schließlich allen, übrigen Arachnida zumindest im Grundplan vorkommen (Abb. 6), so dass man im Moment nur sagen kann, dass paarige Klauen bei Pantopoda und den übrigen Arachnida wohl konvergent sind.

3.2 Sinnesorgane

3.2.1 Augen

Unter den rezenten Chelicerata haben nur die Xiphosuren laterale Facettenaugen. Da solche Augen zum Grundplan der Euarthropoda gehören (PAULUS 1979), die Xiphosura zweifellos als die ursprünglichsten noch lebenden Chelicerata angesehen werden dürfen, gehören solche Augen zweifellos auch in den Grundplan der Chelicerata. Gestützt wird diese Annahme durch die Fossilbefunde aus dem basalen Cheliceratabereich und vor allem bei den Eurypterida. Im übrigen hatten auch die Trilobita, haben nahezu alle Crustacea und Insecta Facettenaugen. Den Myriapoda scheinen sie sekundär zu fehlen, gleichgültig, ob man sie an die Basis der Mandibulata, der Pancrustacea (= Tetraconata, DOHLE 2001) oder als Schwestergruppe der Hexapoda belässt (PAULUS 1979, 2001). Daneben gibt es ein Paar Medianaugen, die nur den Pseudoscorpiones, Ricinulei, Palpigradi offenbar bereits basal, aber zweifellos dennoch sekundär fehlen. Da die Pantopoda, im Grundplan auch die Crustacea und Hexapoda jedoch 4 Medianaugen besitzen (PAULUS 1972, 1979), gehört diese Zahl wohl bereits in den Grundplan der Euarthropoda. Das bedeutet, dass die Pantopoda im Verband der Chelicerata-Merkmale in diesem Punkt ursprünglicher als die übrigen Chelicerata sind und dies ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Pantopoda und den übrigen Chelicerata begründen kann. Letztere (Euchelicerata WEYGOLDT & PAULUS = Aglaspida + (Xiphosurida + Metastomata (= Eurypterida +

Arachnida)) haben dann als Synapomorphie nur ein Paar Medianaugen. Das rudimentäre Paar Medianaugen bei *Limulus* (Endoparietalauge) ist wohl lediglich ein umgebildetes larvales Medianaugenpaar, wie es in ähnlicher Form auch beim larvalen *Limulus*-Facettenauge sich findet. Demnach handelt es sich hier nicht notwendiger Weise, wie früher vermutet (PAULUS 1979), um die ursprüngliche Zahl von 4 Medianaugen. Zu erwähnen ist in diesem Zusammenhang, dass entgegen der Angabe bei SHOROV (1966) bei den Trilobita niemals Medianaugen gefunden worden sind. Das muss aber nicht notwendiger Weise bedeuten, dass sie keine besessen haben, sondern könnte auch heißen, dass diese keine Linsen aufwiesen und daher fossil nicht erkennbar sind. Daraus könnte ein weiteres Grundplanmerkmal der Chelicerata abgeleitet werden, nämlich die Plazierung ihrer Medianaugen auf einem mehr oder weniger ausgeprägten Augenhügel, wodurch die beiden Linsen von einer Blickrichtung nach dorsal in eine nach lateral verlagert wurden. Dies spricht wohl für eine Veränderung der Sehfunktionen dieser Augen. Sie ist zumindest eine gute Prädisposition dafür, dass sie bei den Arachnida vielfach zu den einzigen guten Sehorganen („Hauptaugen") werden konnten, die hierbei einigen Gruppen sogar weitere Zusatzlinsen (Glaskörper) erfunden haben. Die Verteilung des Vorkommens solcher Glaskörper spricht für eine weitere Synapomorphie der Arachnida.

Eine weitere Besonderheit der Chelicerata-Medianaugen ist ihre embryonale Bildung, die durch seitliche Einstülpung der Epidermis zu einem eigentlich umgedrehten Sehepithel führt, deren Retina aber dennoch evers ist. Diese seitliche Einstülpung ist offenbar eine Reminiszenz aus der Präxiphosura- und damit Frühcheliceratazeit. Bei *Limulus* entstehen die Medianaugen durch eine Invagination der ventralen Epidermis, deren innere Spitze bis zur dorsalen Epidermis emporwächst. Diese bildet hier eine Linse, während die eigentlich ventrale und umgekehrt polarisierte Epidermis eine dennoch everse Retina formiert (JOHANNSON 1933; SCHOLL 1977). Dies muss betont werden, da vergleichbare embryonale Bildungswege auch bei Wirbeltieraugen vorkommen (hier allerdings mit dem embryonalen Gehirnepithel), wodurch das Sehepithel, also die spätere Retina, ebenfalls umgekehrt zu liegen kommt, ihre Polarität bezüglich der Lage der Rezeptordendriten (Stäbchen, Zapfen) aber beibehalten wird. Dadurch haben Wirbeltiere eine inverse Retina.

Da die Arachnida niemals Facettenaugen, sondern stets laterale Einzellinsenaugen besitzen, sie aber ohne jeden Zweifel von Vorfahren abstammen, die ein solches besessen haben, schlugen PAULUS (1979) und WEYGOLDT & PAULUS (1979) vor, dass im Zuge der Eroberung des Landes während des Silur die Facettenaugen in analoger Weise wie bei den Myriapoda in Einzelfacetten zerfielen und im weiteren stark modifiziert wurden. Der ökologische Zusammenhang könnte ähnlich wie bei den Myriapoda der mangelhafte Verdunstungsschutz der Tiere gewesen sein, die daher zunächst in einer Art „Nacht-und-Nebelnische" leben mussten, in der gut ausgebildete primäre Facettenaugen reduziert und modifiziert wurden.

Hinweise hierfür ergeben sich aus dem Feinbau des Facettenauge von *Limulus polyphemus*, welches vor allem von FAHRENBACH (1968a, b, 1970, 1971) ultrastrukturell untersucht wurde. Ein Ommatidium besteht aus einer plankonvexen Cornealinse, einer Vielzahl langestreckter, hyaliner, Schirmpigment enthaltene Epidermiszellen mit einzelnen bis zur Basis der Retinula ziehenden Versteifungszapfen (ähnlich den „cone cell roots" der Mandibulata). Die Retinula eines Ommatidiums besteht aus meist 10-13 Lichtsinneszellen, die ein sternförmiges, geschlossenes Rhabdom bilden. Ihre Zahl schwankt allerdings in den Grenzen von 4 bis 20 solcher Zellen. Eine Besonderheit von *Limulus* ist eine im Zentrum eines jeden Rhabdoms gelegene, sogenannte exzentrische Zelle, die keine Mikrovilli besitzt. Da wir nichts über die Feinstruktur der Eurypterida-Augen wissen, bleibt nur ein Strukturvergleich der Arachnida-Augen mit denen von *Limulus*, in der Annahme, dass sie den ursprünglichen Zustand der Chelicerata repräsentieren.

Die Abänderung dieses Typs von Facettenauge erfolgte in zwei Richtungen (PAULUS 1979, WEYGOLDT & PAULUS 1979): 1. die Stammart der Arachnida zerteilte das Facettenauge in 5 kleine Bezirke und be-

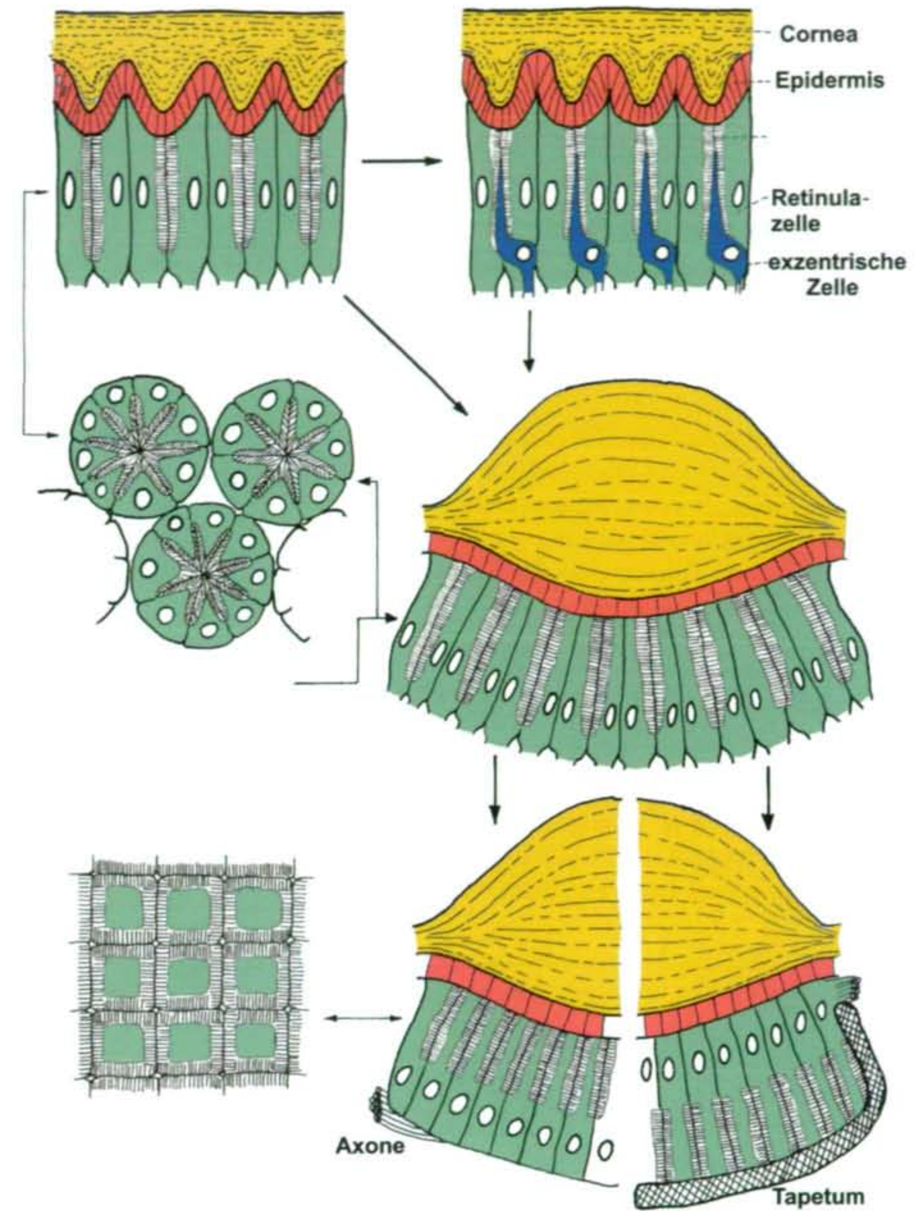


Abb. 7: Gegenüberstellung und Ableitung der Arachnida-Lateralaugen. Von einem marinen „Ur-Chelicerat" mit Facettenaugen (links oben) ergibt sich das Facettenauge von *Limulus* (Xiphosura) (rechts oben), das als Autapomorphie die exzentrische Zelle im Rhabdom hat. Das Rhabdom ist im Querschnitt sternförmig. Bei Scorpiones finden sich maximal 5 laterale Ocellen, die die noch getrennten sternförmigen Rhabdome unter jeder Linse haben, die demnach die alten Ommatidien repräsentieren (Mitte). Unter jeder Linse findet sich ein kleiner Ausschnitt (Rest) des alten Facettenauges, das nach dieser Hypothese in 5 Bereiche zerfallen ist. Von diesem Zustand aus wurden bei den Lipoctena alle Rhabdomeren zu einer mehr oder weniger netzförmigen Retina umgebaut (unten). Lateralocellen treten bei Arachnida als everse (unten, linke Hälfte) oder als inverse Augen mit Tapetum (unten, rechte Hälfte) auf (verändert nach PAULUS 1979).

deckte diese jeweils mit einer einheitlichen Cornealinse („unicorneales Facettenauge"), so dass sie auf jeder Prosomaseite heute maximal 5 Linsenaugen besitzen. Unter diesen 5 biconvexen Cornealinsen befinden sich Reste der alten Ommatidien-Retinulae mit sternförmigen Rhabdomen, wie wir sie heute noch in den Ommatidien von *Limulus* antreffen. 2. Diese ursprünglichen 5 Linsenaugen blieben bei den Skorpionen erhalten, während sie bei der Stammart der Lipoctena ihre Retina in der Weise veränderten, dass die ursprünglich getrennten sternförmigen Rhabdome sich zu einer geschlossenen netzförmigen oder in weiterer Folge auch in andere Rhabomeren-Verteilungsssteme zu einer neuen Retina formierte (Abb. 7).

Nach dieser Hypothese war der Zerfall des Facettenauge eine Konsequenz der Landeroberung bzw. der damit gekoppelte „Zwang", die Augen den neuen Umweltbedingungen anzupassen. Der Zerfall in 5 Augen ist keineswegs trivial, da andere Arthropoden in ähnlichen Umbildungssituationen gänzlich andere Zahlen an lateralen Linsenaugen aufweisen: ursprüngliche Hexapoda 8 (Collembola), 12 (Zygentoma: Lepisma), holometabole Insektenlarven (niemals mehr als 7) (PAULUS 1986, 1989). Ich betrachte die Reduktion auf ausgerechnet 5 laterale Linsen als eine Synapomorphie der Arachnida, die bei den Scorpiones zunächst noch aus 5 erkennbaren Teilen des alten Facettenauges bestanden (die ursprünglichen Ommatidenrhabdome sind noch getrennt), bei den übrigen Arachnida als dann deren Synapomorphie sich zu Linsenaugen mit fusionierten, netzförmig angeordneten Rhabdomen umbildeten (PAULUS 1979). Beide Merkmalszustände, 5 laterale Linsenaugen und netzförmiges Rhabdom, müssten bei den anderen Stammbaumvorschlägen als mehrfach konvergent interpretiert werden. Bei dem Skorpion *Buthus* wurde kürzlich ein sechster lateraler Ocellus ohne Linse gefunden (SPREITZER & MELZER 2003), der sehr gut ein rudimentäres Lichtorgan aus der frühen Larvalzeit sein könnte. Dies könnte bedeuten, dass ähnlich wie *Limulus* auch die Arachnida zunächst eine Art Larvalauge anlegen und im Zuge der folgenden Häutungen das spätere Imagoauge erst aufbauen. So wie wir bei *Limulus* ein larvales rudimentäres Facettenauge unter dem Adultfacettenauge finden, stellt in dieser Interpretation der sechste linsenlose „Ocellus" ein „Rest" der *Limulus*-Larvensituation dar. Eine alternative Interpretation könnte allerdings sein, dass die Stammart der Arachnida tatsächlich 6 solcher Linsen besessen hat.

In der Stammart der Holotracheata, eventuell sogar der Apulmonata fand eine Verminderung auf 3 Paar laterale Linsen statt, die nur bei *Opilioacarus*, *Paracarus* und den fossilen Phalangiotarbida erhalten sind. Letztere sind wohl mit den Milben näher verwandt (POLLITT et al. 2004). Ansonsten haben die Pseudoskorpione, Solifugae und einige Milben primär nur zwei Linsen auf jeder Prosomaseite. Keine Lateralaugen haben dagegen die Palpigradi, Opiliones und die

meisten Milben. Für die Ricinulei wird in der Regel angenommen, dass sie blind seien. Doch VAN DER HAMMEN (1979, 1989) gibt für einige Arten rudimentäre Augen an, an deren Linsennatur allerdings PLATNICK & SHABAD (1976) zweifeln. Dagegen sollen fossile Ricinulei 1 Paar laterale Linsen haben (SELDEN 1992). Medianaugen fehlen bei den Pseudoscorpiones, Ricinulei, Uropygi-Schizomida und natürlich den generell blinden Palpigradi.

3.2.2 Cuticuläre Sinnesorgane

Zwei Typen cuticulärer Sensillen haben eine bedeutsame Rolle für die Frage der Phylogenie der Arachnida gespielt. Das eine sind die Spaltsinnesorgane, das andere feine Haarsensillen, die Trichobothrien oder Botriotrichen. Soweit man heute sagen kann, treten beide innerhalb der Chelicerata ausschließlich bei terrestrischen Formen (genauer nur den Arachnida) auf und sind offensichtlich mit der terrestrischen Lebensweise in ihrer Struktur und Sensorik auf das Engste verknüpft. Dieser Schluss kommt aber zunächst lediglich aus der Feststellung, dass primär aquatile (marine) Formen solche Sensillen nicht besitzen. Spaltsinnesorgane sind Längsschlitze in der Cuticula, deren Sinneszellen die Druck-Zugspannungen in der Cuticula messen. Funktionsähnlich, in ihrer Konstruktion jedoch gänzlich abweichend, sind bei Insekten die campaniformen Sensillen. Durch ein sehr spezifisches Zusammenlagern solcher Spalte bilden sie sogenannte lyriforme Organe, die eine wichtige Rolle in der hochsensiblen Vibrationsperzeption spielen (siehe BARTH, dieser Band). Nach BARTH & STAGL (1976) haben Skorpione ausschließlich einzeln stehende Spalte sowie nur in groben Gruppen arrangierte Spalte, alle übrigen Arachnida jedoch zusätzlich zu lyriformen Organen zusammengesetzte Sinnesorgane (Abb. 8). Diese Form der Verteilung stellt eine gut begründete Synapomorphie der „Epectinata" oder Lipoctena gegenüber den hierin ursprünglicheren Scorpiones dar (WEYGOLDT & PAULUS 1979). Dazu muss bemerkt werden, dass das Vorkommen von lyriformen Organen bei Scorpiones bei HANSEN (1893) insofern nicht korrekt ist, als er lediglich in Gruppen stehende Spalte bereits als lyriform bezeichnet hat. Dies entspricht aber nicht der als funktionelle und auch strukturell als lyriforme Organe zu bezeichnenden Organe sensu BARTH & STAGL (1976). Wir hatten uns damals auf diese Arbeit und ihrer Definition bezogen. Danach haben Skorpione offenbar keine lyriformen Organe. Sie haben aber in Gruppen stehende Spalte an der Basis der Tarsen, mit denen sie ähnlich wie Spinnen sehr präzise Vibrationslokalisationen vornehmen können (BROWNELL 1977; STÜRZL et al. 2000). Ob Spaltsinnesorgane eine Synapomorphie der Arachnida sind, hängt von der Beurteilung ab, ob Spaltsinnesorgane bereits bei marinen Eurypterida oder gar den vermuteten aquatilen Proscorpionida verbreitet waren. DUNLOP & BRADY (1997) beschrieben nämlich bei einem fossilen Eurypteriden (*Baltoeurypterus tetragonophthalamus*) „slit like structures", die allerdings

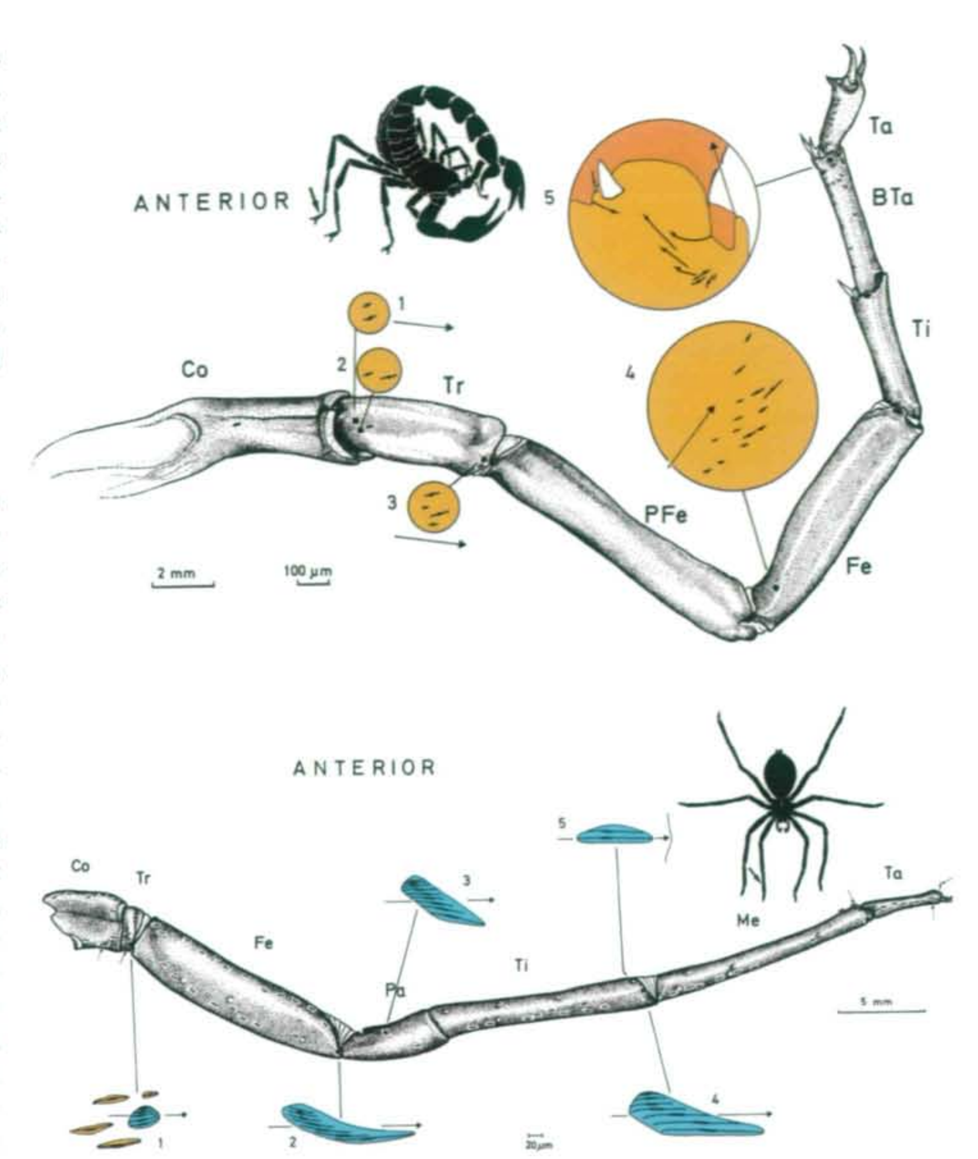


Abb. 8: Spaltsinnesorgane treten entweder als Einzelspalten, als in Gruppen formierte Spalte (so bei Skorpionen, Bild oben, beige; Beispiel *Androctonus*) oder als lyriforme Organe auf (unten, blau; Beispiel: *Cupiennius*, Araneae). Letztere finden sich nur bei den Lipoctena und sind eine ihrer Synapomorphien (verändert nach BARTH & STAGL 1976).

deutlich größer seien als die der Arachnida. Nachdem Spaltsinnesorgane unabhängig von der Körpergröße stets in einem erstaunlich engen Größenbereich ausgebildet sind (13-135 ?m Länge) (BARTH & STAGL 1976), sollte man der Interpretation als mutmaßliche Spalten nicht zu viel Gewicht beimessen. Die Annahme ist bislang viel zu unsicher. Demnach sollte man bei der bisherigen Hypothese bleiben, dass die Entstehung von Spaltsinnesorganen eine Synapomorphie der Arachnida ist. Ihr komplexer Bau spricht zudem für eine nur einmalige Enstehung. Allerdings muss man feststellen, dass bis heute nur eine einzige Ultrastrukturuntersuchung an *Cupiennius* (Araneae) vorliegt (BARTH & LIBERA 1976). Doch die verhaltensphysiologischen Untersuchungen an Spinnen und an Skorpionen sprechen eine deutliche Sprache in der Richtung, dass Spaltsinnesorgane zur Wahrnehmung von Substratvibrationen spezialisiert sind, eine Sinneswahrnehmung, die in dieser Form nur in terrestrischen Lebensräumen vorkommt. Im Stammbaum von WEYGOLDT & PAULUS (1979) sind lyriforme Organe demnach nur einmal entstanden angenommen. Das Fehlen solcher Organe bei den Palpigradi (so es tatsächlich stimmt!) muss daher sekundär sein. Die Annahme, dass sie auch den Ricinulei fehlen, beruhte auf der Unkenntnis der Arbeit von PITTARD & MITCHELL (1972), in der Spaltsinnesorgane bei der Kapuzenspinne *Cryptocellus* beschrieben worden sind. Der Stammbaum von SHULTZ (1990) oder WHEELER & HAYASHI (1998) zwingt zu einer mehrfach unabhängigen Enstehung, falls man nicht annimmt, dass die Skorpione sie wieder reduziert haben.

Schwerer zu beurteilen ist das Vorhandensein oder Fehlen von Trichobothrien. Sie sind von ihrer Funktion und dem Bau des Haares selbst mit einer terrestrischen Lebensweise gekoppelt. Ihre sehr leicht beweglichen, in einem großen Becher eingesenkten Haare sind sensibel für feine Luftbewegungen und fungieren als Schallschnell-Empfänger. Sie gelten daher als hochempfindliche Ferntastsinnesorgane, so z.B. der Beutelokalisation (KRAPF 1988) oder anemotaktische Orientierung (LINSENMAIR 1968). Sie fehlen demnach den Xiphosura, den Pantopoda und allen Crustacea. Verbreitet sind sie bei vielen Myriapoda und Hexapoda (HANSEN 1917). Sie sind daher innerhalb der Euarthropoda ganz sicher mehrfach entstanden. Eine Besonderheit der Innervation dieser Sensillen bei den Arachnida scheint zu sein, dass sie von vielen Dendriten (bis zu 8) innerviert sind, die lediglich die Basis des Haares erreichen (HOFFMANN 1967; MEßLINGER 1987; REIßLAND & GÖRNER 1985). Ob sie innerhalb der Arachnida mehrfach konvergent entstanden sind, kann zur Zeit nicht gesagt werden, da zu wenige vergleichende Ultrastrukturuntersuchungen vorliegen. Immerhin scheinen sie den Solifugae und Ricinulei zu fehlen. Bei *Eukoenenia* (Palpigradi) zeichnet VAN DER HAMMEN (1982, fig. 7A, D) ausdrücklich Trichobotrien an den Beinen ein, so dass die frühere Annahme, die Palpigradi hätten keine solchen Haarsensillen, offenbar nicht zutrifft. Wenn sie hier nicht reduziert sind, müssten sie im Stammbaum von WEYGOLDT & PAULUS (1979) mindestens vier bis sechs Mal konvergent entstanden sein. Die Autoren gehen daher von einem sekundären Verlust der Trichobothrien aus, vielleicht als Folge von Verzwergung der Vorfahren der Apulmonata. Die Verzwergung selbst mag eine Anpassung an eine edaphische Lebensweise gewesen sein, bei der Trichobothrien als Luftströmungsrezeptoren nicht mehr gebraucht wurden. Zu erwähnen ist allerdings, dass auch bei fossilen Skorpionen bislang keine Trichobothrien gefunden werden konnten (JERAM 1998). Doch mag dies lediglich eine Folge des für Klein- und Kleinstorgane schlechten Erhaltungszustandes sein.

3.2.3 Die Kämme der Scorpiones

Die Kämme gelten als Autapomorphie der Scorpiones, da sie allen anderen Arachnida und auch den fossilen als Chelicerata interpretierten Taxa fehlen. Soweit bekannt treten sie auch bei den ältesten fossilen Scorpiones auf (KJELLESVIG-WAERING 1986; STOCKWELL 1989) (Abb. 4). Da es die These gibt, die frühen Scorpiones seien noch aquatisch gewesen (POCOCK 1901 u.a.), stellt sich die Frage, warum und wofür Scorpiones Kämme entwickelt haben und ob diese nicht doch ein komplexes Sinnesorgan im Zuge einer terrestrischen Lebensweise sind. Dank einiger Arbeiten können wir hierzu heute einiges mehr sagen. Von der

Lage der Kämme auf der Ventralseite des basalen Opisthosoma und der Feinstruktur der Sensillen (SCHRÖDER 1908; CARTHY 1966, 1968; FOELIX & MÜLLER-VORHOLT 1983, FOELIX 1985) handelt es sich um ein komplexes Sinnesorgan, das vor allem kontaktchemosensitive und mechanorezeptive Funktionen besitzt (CLOUDSLEY-THOMPSON 1955; BROWNELL & FARLEY 1979; GAFFIN & BROWNELL 1997a-c; 2001; GAFFIN 2002). Es wird hier als Organ für die Orientierung, Beutefindung und/oder im Paarungsverhalten (Auffinden und Identifizierung der Spermatophore, ALEXANDER 1957; ANGERMANN 1957) eingesetzt. Im letzteren Zusammenhang dürfte auch sexuelle Selektion eine wichtige Rolle spielen, da die Kämme der Männchen meist deutlich größer sind als die ihrer Weibchen. Darüber hinaus spielen sie wohl auch als Hygrorezeptoren eine Rolle, da sie zur Wasserfindung eingesetzt werden können (GAFFIN et al. 1992). Vermutlich sind die Malleoli der Solifugae analoge Sinnesorgane (BROWNELL & FARLEY 1974). Die hier nachgewiesenen Sinnesleistungen sind in dieser Form (Chemo- und sogar Hygrorezeption) an eine terrestrische Lebensweise geknüpft und sind daher ein weiteres klares Indiz für eine primär terrestrische Lebensweise auch der basalen Scorpiones und damit ein weiterer Beleg für die Monophylie der Arachnida.

3.3 Morphologie der Spermien

Nachdem die Feinstrukturen der Metazoa-Spermien sich schon in der Frühzeit der Histologie, erst recht in der Elektronenmikroskopie als außerordentlich differenziert und höchst mannigfaltig erwiesen hatten, wurden sie bald auch für Fragen der Phylogenie eingesetzt. So spielten sie in der Beurteilung des Stammesbaumes der Arachnida bei WEYGOLDT & PAULUS (1979) und bei SHULTZ (1990) eine Rolle. WIRTH (1984) war wohl der erste, der die Brauchbarkeit der Spermienmorphologie für die Phylogenie der Chelicerata geprüft hat. Doch es war vor allem ALBERTI (1980, 1991, 1995, 2000), der die erstaunliche Vielfalt innerhalb der Arachnida breit untersucht hat. Danach besitzen innerhalb der Arachnida die Skorpione die ursprünglichsten Spermien, die nur wenig von denen der Xiphosura abweichen. Sie besitzen wie diese ein Kopfstück bestehend aus einem Acrosomkomplex und Kern, ein Mittelstück bestehend aus dem Anfangsteil des Flagellums (Cilie) mit Mitochondrien und einem aus dem großen Rest der Cilie gebildeten Endstück. Die Epectinata (Lipoctena, = alle übrigen Arachnida) haben in unterschiedlicher Weise abgewandelte Spermien. Gemeinsam ist ihnen, dass ihre Spermiogenese zunächst über einen Aufrollungsprozess des fadenförmigen Spermatozoons läuft (so bei den Megoperculata = Uropygi, Amblypygi und Araneae), aber auch den Ricinulei und in Grenzen auch bei den Pseudoscorpiones (!). Bei den Solifugae, Palpigradi und den Acari wird selbst dieser eingerollte Faden abgebaut und es entstehen sogenannte aflagellate Spermien. Interessant ist der Befund, dass die Spermatiden der Amplypygi (JESPERSEN 1978) und der sehr ursprünglichen Araneae (Gruppe *Heptathela*) in Details nahezu identisch sind und sehr gut als Synapomorphie gedeutet werden können. Dies unterstützt unsere These des Schwestergruppenverhältnisses von Amblypygi + Araneae. Für eine weitere Diskussion der Brauchbarkeit von Spermienstrukturen für die Phylogenie der Detailgruppen ist die Datenlage nach wie vor zu divers, als dass daraus schon weitere Schlüsse gezogen werden können. Akzeptiert ist der gemeinsame Besitz eines Flagellum-Tubuli Musters (9x2)+3 für die Megoperculata. Interessant ist der neue Befund, dass die Spermienmorphologie der Solifugae und Pseudoscorpiones, die von vielen Autoren als Schwestergruppen angesehen werden (WEYGOLDT & PAULUS 1979; VAN DER HAMMEN 1989; SHULTZ 1990; WHEELER & HAYASHI 1998) dies nicht unterstützt. Vielmehr gibt es erstaunliche Übereinstimmungen der Solifugae-Spermien mit denen der Actinotrichida innerhalb der Milben (ALBERTI & PERETTI 2002), während die Spermien der Pseudoscorpiones zum Typ der „eingerolltflagellaten Spermien" gehören. Dies wirft auf die alte Diskussion um die Polyphylie der Acari (VAN DER HAMMEN 1986) ein neues Licht, da der gemeinsame abgeleitete Besitz eines spezialisierten Spermientyps zwischen den Actinotrichida und den Solifugae eine Synapomorphie sein könnte (so Konvergenz ausgeschlossen werden kann). Daraus würde zwingend folgen, dass die

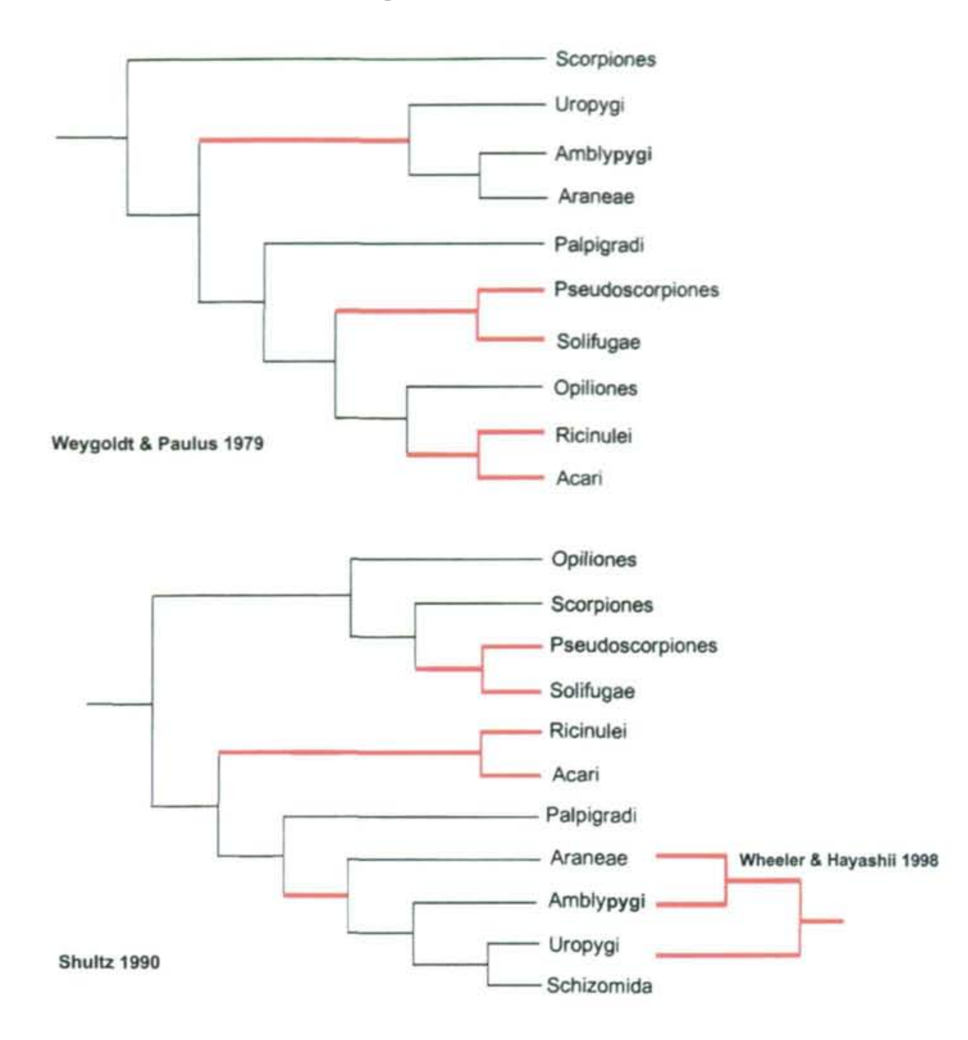


Abb. 9: Gegenüberstellung der am meisten diskutierten und akzeptierten Stammbäume von WEYGOLDT & PAULUS (1979 (oben) und SHULTZ (1990) (unten). Unten rechts ist noch der Anteil der Megoperculata sensu WHEELER & HAYASHII (1998) dargestellt. Beide Stammbaumhypothesen unterscheiden sich gravierend (z.B. in der Stellung der *Scorpiones und Palpigradi*). Übereinstimmende Gruppierungen sind rot gezeichnet.

Milben nicht monophyletisch sind. ALBERTI (1979-2000) fand dagegen zwar viele Unterschiede in der Spermienmorphologie zwischen den beiden Großgruppen der Milben, konnte daraus aber niemals Evidenzen für eine Polyphylie der Acari ableiten. Andererseits sind die Spermien der Pseudoskorpione und der Scorpiones darin ähnlich, dass sie stark abgewandelte Mitochondrien (sie sind bei den Pseudoskorpionen in etwa 50 konzentrischen Ringen angeordnet: LEGG 1973) aufweisen und im Erhalt eines „flagellar tunnel" (ALBERTI 2000). Ob dies eine Synapomorphie ist, erscheint dennoch sehr fraglich. SHULTZ (1990) allerdings konstatiert ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Scorpiones + Haplocnemata (= Pseudoscorpiones + Solifugae), seine Gruppe Novogenuata. Seine Begründung ist allerdings lediglich eine spezielle Bein-Patellarmuskelversorgung, von der es jedoch nicht klar ist, wie konvergenz-anfällig sie ist. Gerade Abwandlungen in der Beingliederung treten nämlich selbst innerhalb von Arachnida-Gruppen vielfältig auf, so dass Konvergenzen sehr naheliegend sind.

4 Bemerkungen zu Stammbäumen und die Evolution der Chelicerata

WEYGOLDT & PAULUS (1979) veröffentlichten den ersten Stammbaum der Chelicerata, der mit Hilfe eines konsequent phylogenetisch-systematischen Argumentationsschema nach HENNIG (1950, 1966) (siehe auch AX 1984; SUDHAUS & REHFELD 1992) erstellt worden ist. Er hat in die heute gängigen überwiegend deutschsprachigen Lehrbücher Eingang gefunden (z.B. SIEWING 1985; MORITZ 1993; WESTHEIDE & RIEGER 1996; AX 1999). SHULTZ (1990) präsentierte dagegen einen völlig anderen Stammbaum, der anhand einer computergestützten Analyse mit weiteren Merkmalen („most parsimonous" Verteilung der Merkmale) erstellt wurde. Wegen der nur untergeordneten qualitativen Bewertung von Merkmalen (keine Synapomorphie-Diskussionen) ergab sich eine gänzlich andere Verteilung der Merkmale im Dendrogramm. Daraus resultierte natürlich ein grundsätzlich verschiedenes System der Arachnida gegenüber dem Vorschlag von WEYGOLDT & PAULUS (1979) (Abb. 9). Dieser Stammbaum wird wiederum der angelsächsischen Tradition folgend, deutschsprachige Publikationen meist zu ignorieren, in englischsprachigen Lehrbüchern vertreten. Wie später zu besprechen sein wird, beruhen die gänzlich anderen Plazierungen der Ordnungen lediglich auf wenigen, anders interpretierten Merkmalszuständen. Doch vor allem die Position der Scorpiones als Schwestergruppe der Pseudoscorpiones hat gravierende Konsequenzen für die Interpretation der evolutionären Szenarien der Entstehung der Arachnida, da sie z.B. dazu zwingt, dass sie mehrfach unabhängig das Land erorbert haben und viele der damit in einem funktionellen Zusammenhang stehenden Anpassungen konvergent sein müssen.

Die **Chelicerata** werden von den meisten Autoren als Monophylum betrachtet (siehe Stammbaum in Abb. 10). Der Begründung dienen die Merkmale der Chelicerata: Pro-, Opisthosoma, Cheliceren, Ver-

lust der 1. Antennen, 15 Körpersegmente, Tergaldorn am 15. Segment etc. (**Merkmale 1, 2,** vermutlich auch **3 bis 7**). Merkmale der Aglaspidida (**8**); Merkmale der **Euchelicerata** (Xiphosura + Metastomata): 3-gliedrige Cheliceren, Opisthosomaextremitäten plattenartig (**Merkmale 9, 10**). **Metastomata** (= Eurypterida + Arachnida): Pleurotergite und Kopfduplikatur reduziert, 7. Extremität als unpaare Platte (bei *Limulus* ist hier die Chilaria), 1 Paar Medianaugen (**Merkmale 11–13**).

Die Stammbaumvorschläge von WEYGOLDT & PAULUS (1979) und von SHULTZ (1990) gehen von der Monophylie der **Arachnida** aus. Die hier angenommenen Synapomorphien sind (**Merkmale 16–19** und mehr) (in Klammern der jeweilige plesiomorphe Zustand):

- im Zuge der räuberischen Lebensweise Verlagerung der Mundöffnung nach vorne und extraintestinale Verdauung (Substratfresser mit Mundöffnung ventral)
- Pharynx mit einer Saugpumpe (Saugpumpe fehlend)
- Fehlen oder Reduktion eines postcerebralen Kropfes und eines Proventriculus (SHULTZ 2001) (Kropf und Proventriculus bei *Limulus* vorhanden)
- Reduktion der pleuralen Kopf-Prosoma-Duplikatur (mit Kopfduplikatur)
- 1. Laufbeinpaar des Prosoma modifiziert als Pedipalpen (dieses als Laufbein: so bei *Limulus*)
- Fehlen des vorderen schrägen Axialmuskels (SHULTZ 2001) (Muskel vorhanden)
- Neuerwerb der entodermalen Malpighi-Schläuche als Anpassung an eine terrestrische Lebensweise (Malpighi-Schläuche noch nicht vorhanden)
- nur eine median gelegene Geschlechtsöffnung (paarige Geschlechtsöffnungen)
- Zerfall des Facettenauges in 5 Paar laterale Linsen (komplettes Facettenauge)
- 1 Paar Medianaugen auf einem Hügel mit Blickrichtung lateral (vermutlich 4, so bei den Pantopoda oder nur 2) Medianaugen mit Blickrichtung dorsal)
- Besitz von Trichobothrien mit einer Vielzahl von Sinneszellen (normale Haarsensillen); konvergent entstandene Trichobothrien bei anderen terrestrischen Arthropoda (Myriapoda, Insecta) haben stets nur sehr wenige Sinneszellen

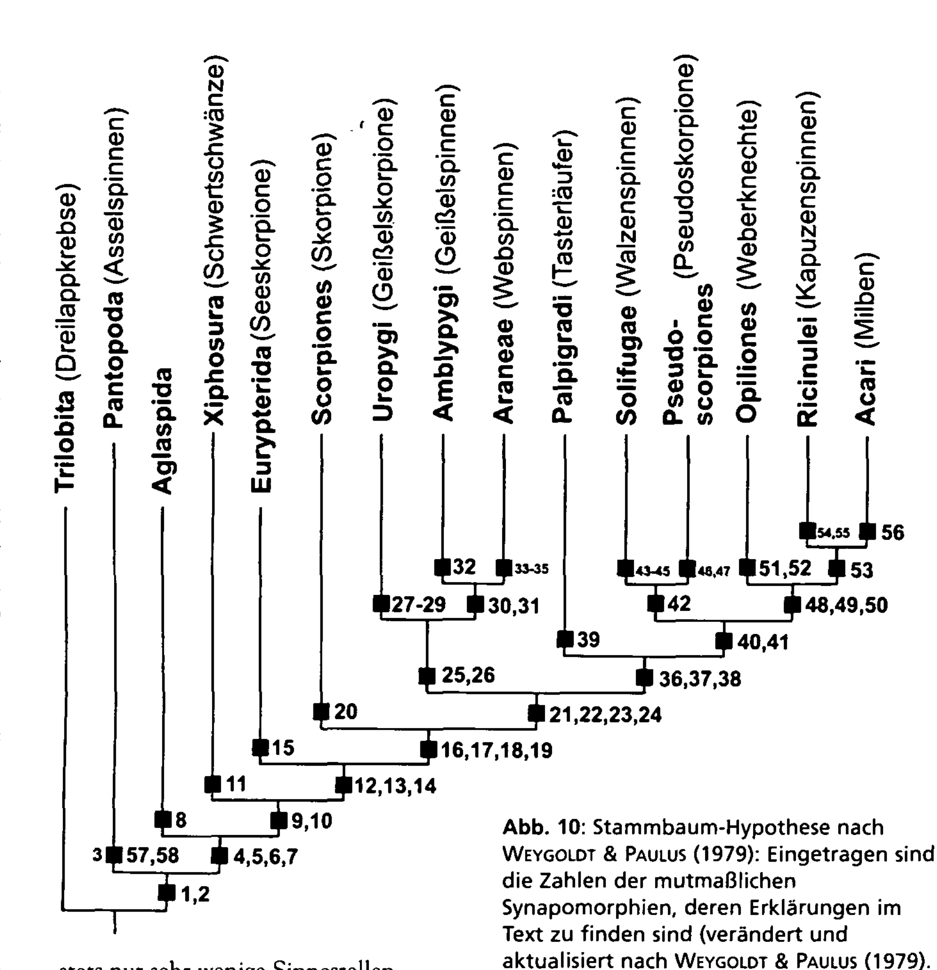


Abb. 10: Stammbaum-Hypothese nach WEYGOLDT & PAULUS (1979): Eingetragen sind die Zahlen der mutmaßlichen Synapomorphien, deren Erklärungen im Text zu finden sind (verändert und aktualisiert nach WEYGOLDT & PAULUS (1979).

- Spaltsinnesorgane (Spaltsinnesorgane noch nicht vorhanden)
- Fehlen von Extremitäten oder deren Derivaten am 1. Opisthosomasegment (SHULTZ) (Extremität vorhanden, bei *Limulus* ist dies die zur Chilaria modifizierte 1. Extremität des Opisthosoma)
- Depressor des Tarsus reicht bis in die Tibia oder Patella (SHULTZ 1990)
- Paarige Klauen am Prätarsus (Klaue unpaar)
- Umwandlung der blattförmigen Buchkiemen des Opisthosoma durch Einstülpung in Kammern zu Fächerlungen (freie Buchkiemen an Opisthosoma-Extremitäten)
- Indirekte Spermatophorenübertragung mit innerer Besamung (Besamung im Wasser mit frei schwimmenden Spermien).

Bei WEYGOLDT & PAULUS erfolgt dann eine Trennung in die Lipoctena oder Epectinata (mit den Megoperculata und Apulmonata = Holotracheata) und die Ctenophora (mit den Scorpiones) als Schwestergruppe. Die Synapomorphien der Lipoctena sind (**Merkmale 21–24**):

- Unter den 5 Linsen Umbau der getrennten Ommatidien-Rhabdome zu jeweils geschlossenen netzförmigen Rhabdomen oder andere Rhabdomerenanordnungen (vor allem bei Araneae) als Retinulae (unter jeder der 5 Linsen sind die Rhabdome der ursprünglich beteiligten Ommatidien getrennt)
- Zusammenlagerung von Spaltsinnesorganen zu lyraförmigen Organen (Spaltsinnesorgane stehen einzeln oder in losen Gruppen)
- Spermatozoen komplett aufgerollt oder flagellenlos (filiform bei Scorpiones: ALBERTI 1983, 1995)
- getrennte embryonale Sprossungszonen für die Zellen der beiden Körperabschnitte Prosoma und Opisthosoma (nur eine Sprossungszone für beide Regionen zusammen) (ANDERSON 1973).

Die Lipoctena umfassen zwei Gruppen: Apulmonata (oder Holotracheata) und die Megoperculata (mit den Geißelskorpionen (Thelyphonida, incl. Schizomida (= Uropygi)) und den als Labellata zusammengefassten Geißelspinnen (Amblypygi) + Webspinnen (Araneae). Die Bezeichnung kommt von dem gemeinsamen Besitz ihrer großen Genitalopercula mit seitlichen Fächerlungen. Die Synapomorphien der **Megoperculata** sind (**Merkmale 25, 26**):

- 3-gliedrige Cheliceren mit taschenmesserartiger Greifschere aus den beiden letzten Gliedern (subchelat) (3-gliedrige Cheliceren schneidescherenartig = chelat)
- Spermien im Querschnitt mit einem Flagellum-Tubuli-Muster (9x2)+3-Muster (ALBERTI 2000) ((9x2)+2-Muster)
- Da die Synapomorphien der Labellata als gut begründet gelten können, folgt daraus, dass sowohl die Fühlerbeine (stark verlängerte 1. Prosomalaufbeine) als auch die mächtig entwickelten Fangpedipalpen weitere Synapomorphien der Megoperculata sind, die dann bei den Araneae wieder rückgebildet worden sind.

Sie besitzen im Grundplan im 2. und 3. Opisthosomasegment 2 Paar Lungen, deren Lage und Zahl vielleicht eine weitere Synapomorphie darstellt (dann auch als Tetrapulmonata bezeichnet, so SHULTZ 1990). Doch kann nicht ausgeschlossen werden, dass eine Verminderung der Zahl Lungen mehrfach konvergent geschehen ist. Rezente Skorpione haben an den Segmenten 3-6 vier Paar Lungen. Fossile Formen hatten wahrscheinlich sogar 5 (DUNLOP & WEBSTER 1999). Bei den Webspinnen (Araneae) finden sich im Grundplan im 2. und 3. Opisthosomasegment ebenfalls noch 2 Paar Lungen (so bei den Mesothelae, Mygalomorphae und den Palaeocribellatae). Die Neocribellatae (Mehrzahl der heimischen Spinnen) haben das hintere (bei den Haplogynae und Entelegynae), einige auch das vordere Lungenpaar durch Tracheen ersetzt.

Die Amblypygi (Geißelspinnen) plus Araneae (Webspinnen) werden auf Grund folgender synapomorpher Gemeinsamkeiten als **Labellata** zusammengefasst (**Merkmale 30, 31**):

- Bildung einer speziellen stielartigen Verengung des 1. Opisthosomasegmentes als Petiolus (nur schwache Bildung einer Art Taille)
- Vorderdarm bildet eine postcerebrale Saugpumpe (Saugpumpe unter dem Cerebrum)
- Postcentriolare Verlängerung des Spermatidenkerns (ALBERTI 1990, 2000)
- Eingliederung des Metasoma (schwanzförmige Bildung der Opisthosomasegmente 10-13) in ein einheitlich verrundetes Opisthosoma, Reduktion der vielgliedrigen Schwanzgeißel (Flagellum) (freies Metasoma).

Die sehr spezielle Bildung eines Petiolus haben Araneae und Amblypygi gemeinsam und unterscheidet sich von ähnlichen Bildungen bei den Palpigradi oder in Andeutung bei den Uropygi-Schizopeltidia. Dies erscheint uns als eine gut begründete Synapomorphie der Labellata (WEYGOLDT & PAULUS 1979). Die weitere Gemeinsamkeit im Bau der Spermatiden bei den ansonsten erstaunlich divers gebauten Spermien bei Chelicerata (ALBERTI 1995, 2000) unterstützt unsere These. Diese Interpretationen als Synapomorphien führen zur Konsequenz, dass die so augenfällige Übereinstimmung zwischen Uropygi und Amblypygi in der Form der stark verlängerten 1. Prosomaextremitäten als Fühlerbeine als Plesiomorphie oder gar als Konvergenz der Megoperculata interpretiert werden muss (kann).

Dies gilt dann auch für die mächtig entwickelten Fangpedipalpen beider Gruppen. Nur bei Annahme, dass beide Strukturen synapomorph sind, wären sie eine Begründung der alten Gruppierung als Pedipalpi. Diese auf den ersten Blick durchaus naheliegende Meinung vertritt wieder SHULTZ (1990). Er nennt als weitere Synapomorphie gestielte Spermatophoren, die jedoch entweder konvergent oder eine Plesiomorphie sind, da auch Skorpione, Pseudoskorpione und einige Milben (ganz zu schweigen auch viele Myriapoda und die basalen Hexapoda) solche Gebilde besitzen.

Die Umbildung des ursprünglichen Schwanzstachels (bei den Xiphosura und Scorpiones) in ein sekundär gegliedertes Flagellum (Geißel) in Verbindung mit einem 3-segmentigen Metasoma betrachten WEYGOLDT & PAULUS (1979) als eine Synapomorphie der Lipoctena. Sie ist dann folglich bei den Uropygi und den Palpigradi sowie den Ricinulei eine Plesiomorphie. Ihre Reduktion erfolgte mehrfach unabhängig, nämlich bei den Labellata und selbst mehrfach unabhängig innerhalb der Holotracheata (weil die Ricinulei noch ein kleines Metasoma besitzen). Die Verengung der letzten 3 Opisthosomasegmente zu einem Metasoma betrachtet SHULTZ (1990) als Synapomorphie seiner Micrura. Es tritt in dieser Interpretation dann bei den Palpigradi, Uropygi und den Ricinulei auf, während die Amblypygi, Araneae, Acari und seine Dromopoda (= Holotracheata sensu WEYGOLDT & PAULUS minus Acari) es jede Gruppe für sich unabhängig reduziert haben.

Apulmonata (Merkmale 36 – 38)

Diese Gruppierung ist vor allem durch die bei ihrem Stammgruppenvertreter angenommene starke Verkleinerung der Körpergröße gekennzeichnet, die natürlich Konsequenzen für eine Reihe von Merkmalsausprägungen gehabt hat. Dazu gehören vor allem der Abbau der Lungen, weitere Verminderung der Lateralozellen u.a. Nach wie vor strittig ist hier vor allem die Position der Palpigradi, da nicht leicht entscheidbar ist, ob die vereinfachten Merkmale ursprünglich oder sekundär veinfacht sind. Sie besitzen ähnlich wie die Schizomida innerhalb der Uropygi Anpassungen an die Lebensweise im Bodenlückensystem: sekundär bewegliches Prosoma, völliges Fehlen von Augen und Atemstrukturen. Auch das Fehlen von Malpighi-Schläuchen ist zweifellos sekundär. Dagegen sind der Besitz des Flagellums und der drei-gliedrigen Cheliceren ursprünglich. Das gegliederte Flagellum als Abwandlung des Telsons war schon früher ein wichtiger Streitpunkt für die Bewertung in einem Stammbaum. So nahmen viele Autoren an, dass dieses Merkmal eine Synapomorphie der Megoperculata + Palpigradi ist, eine Interpretation, die durchaus vertretbar ist (so YOSHIKURA 1975; SAVORY 1977 oder SHULTZ 1990). Tatsächlich beruht die Einordnung der Palpigradi in die Apulmonata sensu WEYGOLDT & PAULUS (1979) lediglich auf Grund des Fehlens von Lungen und Augen, also lediglich von Negativmerkmalen.

SHULTZ (1990) dagegen führt als positives Merkmal den gemeinsamen Besitz eines dorsalen Endosternit-Suspensors an, der hinten median am Prosoma-Carapax ansetzt. SHULTZ (1989, 1990) geht auch davon aus, dass ein ungeteilter Femur der Laufbeine ein abgeleitetes Merkmal der Palpigradi + Megoperculata ist. Seine Begründung ist durchaus einleuchtend, wenn man den Untersuchungen bezüglich der Beinmuskulatur und der Beinentwicklung entsprechendes Gewicht beimisst. Danach haben nämlich bereits die Pantopoda und auch fossile Eurypterida einen geteilten Femur. Vor allem aber haben alle Arachnida und sogar *Limulus* mit ungeteiltem Femur (bereits) entsprechende Muskeln, die eine primäre Teilung in einen Basifemur und Telofemur nahe legen. Doch muss man auch beachten, dass sekundäre Beingliedteilungen innerhalb der Arachnida so häufig vorkommen, dass eine Bewertung dieser Art doch eher problematisch ist. Ähnliches gilt für die Annahme, dass geteilte Sternite in der Coxo-Sternal-Region abgeleitet sind. Das ist zwar prinzipiell richtig, da ein ungeteiltes Sternum sicherlich plesiomorph ist. Doch treten im Zusammenhang mit den sehr unterschiedlichen Bildungen eines Mundvorraumes („Stomotheca") auch sehr unterschiedliche Sternitbildungen auf. Diese reichen vom völligen Fehlen bis zu mehreren kleinen Sterniten. Geteilte Sternite können daher oft konvergent entstanden sein, so dass

die Annahme als Synapomorphie zumindest sehr unsicher ist. Auch die Morphologie der Spermien unterstützt eine nähere Beziehung der Palpigradi zu den Megoperculata nicht (ALBERTI 1995).

Das Auftreten von Tracheen in dieser Gruppierung haben WEYGOLDT & PAULUS (1979) als Synapomorphie der danach benannten Holotracheata aufgefasst, dies obwohl gerade die Entstehung von Tracheen besonders konvergenz-anfällig ist. Unterstützt wird die Unsicherheit in der Bewertung durch die unterschiedliche Lage der Stigmenöffnungen im Opisthosoma: Stigmen am 3. und 4. Segment bei den Pseudoscorpiones und Solifugae, wobei manche Solifugae eine weiteres Stigma im 5. Segment haben können (so ROEWER 1934); Opiliones haben lediglich ein Paar Stigmen im 2. Opisthosomasegment. Bei langbeinigen Vertretern treten sogenannte akzessorische Stigmen an den Beinen auf. Innerhalb der Milben treten bei Opilioacarida Stigmenöffnungen sogar auf Opisthosomatergiten auf. Für die Acari scheint die Annahme berechtigt, dass ihre Stigmen sekundär auftreten. Die meisten Milben haben überhaupt kein Tracheensystem. Dennoch bedeutet dies keineswegs zwingend, dass das Tracheensystem als solches konvergent ist.

Bezüglich der phylogenetischen Stellung der Teilgruppen der Apulmonata gibt es nach wie vor große Unklarheiten. Die Position der Palpigradi habe ich schon angesprochen. Einigkeit gibt es vielfach darüber, dass die Ricinulei und Acari (WEYGOLDT & PAULUS 1979; SHULTZ 1990) und die Pseudoscorpiones und Solifugae jeweils Schwestergruppen bilden. Abwandlungen dieser Vorstellungen betreffen einerseits die Frage, ob die Acari monophyletisch sind und andererseits die Frage der Stellung der Opiliones. VAN DER HAMMEN (1972, 1977) vertritt die Polyphylie der Milben, in dem er annimmt, dass die Anactinotrichida näher mit den Ricinulei, die Actinotrichoda gar näher mit den Palpigradi verwandt seinen. Doch die Argumente für eine Monophylie erscheinen wesentlich besser begründet und finden sich z.B. in LINDQUIST (1984) oder EVANS (1992). Dagegen hat die molekulare Analyse durch GIRIBET et al. (2002) wieder Bewegung in die alte Diskussion gebracht. So verwirrend viele der Ergebnisse sind, so plädieren sie wieder für eine Polyphylie der Milben, da die Opilioacarida zusammen mit den Acari-Parasitiformes eine Schwestergruppe mit den Pseudoscorpiones bilden. Die Stellung der Opiliones konnten sie nicht klären. Doch lehnen sie aufgrund ihrer Daten ein Schwestergruppenverhältnis innerhalb der Cryptoperculata = Opiliones + (Ricinulei + Acari) ab. Doch muss man insgesamt die molekulare Datenanalyse dieser Arbeit wohl noch immer mit sehr viel Vorsicht genießen, da fast keine der Positionen in den „most parsimonious trees" stabil ist. So kann die Position der Scorpiones alle Möglichkeiten vertreten, die reichen von 1. Scorpiones als Schwestergruppe aller übrigen Arachnida, 2. Scorpiones + Haplocnemata (Holotracheata), 3. Scorpiones + (Pseudoscorpiones + Solifugae) + Opiliones (ähnlich SHULTZ 1990).

Holotracheata (Mermale 40, 41)

= Haplocnemata (= Pseudoscorpiones + Solifugae) + Cryptoperculata (= Opiliones + (Acari + Ricinulei))

- Röhrentracheen mit unterschiedlichen Zahlen und Positionen der Stigmen (Lungen oder ohne Atmungsorgane: die Annahme, dass die Lungen lediglich durch Tracheenröhren ersetzt wurden, erscheint wenig plausibel; daher ist eine vorherige Reduktion der Lungen wohl wahrscheinlicher)
- Reduktion der Schwanzgeißel (Schwanzgeißel vorhanden: dieses Merkmal gilt wohl nur, wenn die Palpigradi als Schwestergruppe der Holotracheata aufgefasst werden).

Haplocnemata (= Pseudoscorpiones + Solifugae) **(Merkmal 42)**

- zweigliedrige scherenartige Cheliceren mit ventral eingelenktem beweglichen Finger (Cheliceren dreigliedrig)
- anteriolaterale Cheliceren-Carapax-Einlenkung (SHULTZ 1990) (ohne spezielle Einlenkung: ursprünglich für alle übrigen Arachnida und *Limulus*)
- Tracheen mit Stigmen im 3. und 4. Opisthosomasegment

Cryptoperculata (= Opiliones + Acarinomorpha) **(Merkmale 48 – 50)**

- Tasten mit dem 2. Beinpaar (Tasten mit dem 1. Beinpaar oder ohne dieses Verhalten)
- Geschlechtsöffnung weit nach vorne verlagert.

Wie schon angedeutet sind diese Argumente nicht sehr überzeugend. Die ursprüngliche Annahme einer Synapomorphie im Bau der Spermien hat sich nicht bestätigen lassen (siehe Kapitel Spermien).

Acarinomorpha (= Ricinulei + Acari) **(Merkmal 53)**

WEYGOLDT & PAULUS (1979) schlugen wohl als erste dieses Schwestergruppenverhältnis vor, dem sich auch SHULTZ (1990) angeschlossen hat.

- sechsbeinige Larven
- 3 Nymphenstadien
- Bildung eines Camarostom (= Coxen der Pedipalpen verwachsen zu einem Trog), das in einer ähnlichen Weise auch bei Milben an der Bildung des Gnathosoma beteiligt ist. (Pedipalpen-Coxen nicht oder anders verlängert)
- bewegliches Subcapitulum (= bei Milben Basisstruktur des Gnathosoma).

Die übrigen Merkmale sind die jeweiligen Autapomorphien der Taxa (Ordnungen).

5 Einige Schlussfolgerungen

Die Monophylie der Arthropoda kann inzwischen als gesichert gelten. Die Euarthropoda setzen sich aus den Mandibulata und Chelicerata zusammen. Innerhalb der Mandibulata kristallisiert sich mehr und mehr heraus, dass die Schwestergruppe der Hexapoda (= Insecta) nicht die Myriapoda oder eine ihrer Teilgruppen sind, sondern die Crustacea (= Pancrustacea) (z.B. GIRIBET et al. 2001; DOHLE 2001), auch wenn die Datenlage nicht unbedingt völlig überzeugend ist (siehe PAULUS 2000, 2003). Nur wenige Autoren sehen in den Myriapoda entweder eine Schwestergruppe der Chelicerata oder eine weitere Stammgruppe (so FRIEDRICH & TAUTZ 1995, 2001). Die Monophylie der Chelicerata ist allgemein akzeptiert (z.B. DUNLOP & SELDEN 1997). Strittig ist dagegen die Monophylie der Arachnida als Taxon bzw. ob die Arachnida nur einmal

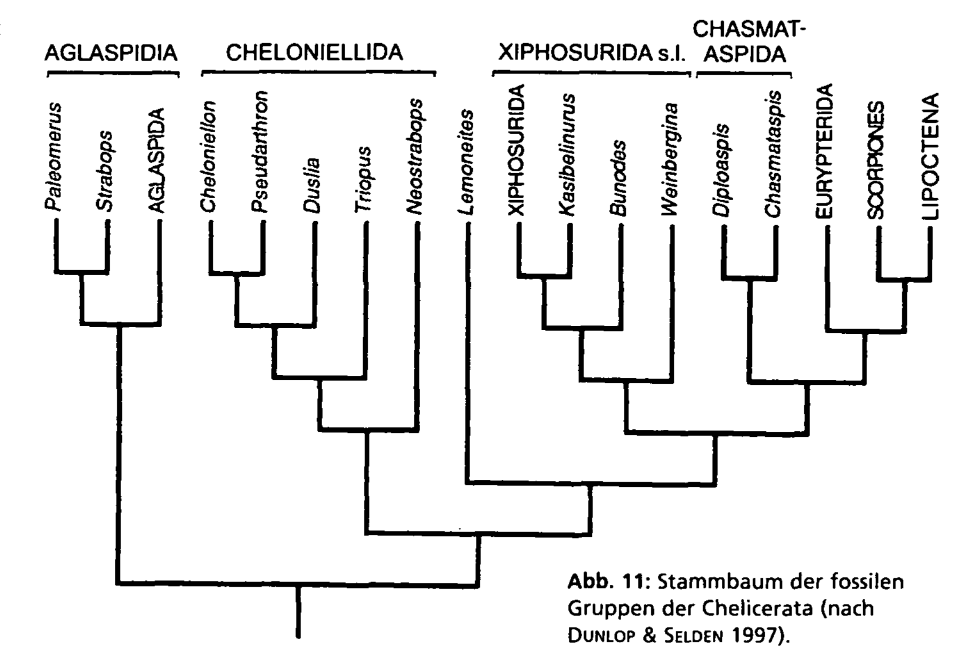


Abb. 11: Stammbaum der fossilen Gruppen der Chelicerata (nach DUNLOP & SELDEN 1997).

den terrestrischen Lebensraum erobert haben. Die Meinungsverschiedenheiten beziehen sich daher auf zwei ganz verschiedenen Punkte:

1. DUNLOP & WEBSTER (1999) sehen in den Eurypterida die Schwestergruppe der Scorpiones (im Gegensatz zur Arbeit DUNLOP & SELDEN 1997: Abb. 11). Dies bedeutet zwingend, dass die Arachnida nicht monophyletisch sind. Dies bedeutet außerdem, dass die Arachnida s. l. mindestens zweimal unabhängig das Land erobert haben.
2. Der andere Punkt der Meinungsverschiedenheit geht zwar von der Monophylie der Arachnida aus, doch die Landeroberung fand dennoch zweimal unabhängig statt (so z.B. STOCKWELL 1990; DUNLOP & SELDEN 1997), da die ursprünglichen Scorpiones noch marin gewesen sein sollen. Dies ist bedingt durch die Position der Scorpiones im System der Arachnida. SHULTZ (1990) positioniert sie als Schwestergruppe zu den Pseudoscorpiones, also inmitten der übrigen Arachnida (siehe Stammbaum Abb. 9). Da nach Annahme vieler Paläontologen die ursprünglichen Skorpione noch marin waren (z.B. KJELLESVIG-WAERING 1986, STOCKWELL 1990) bedeutet dies wiederum, dass die Arachnida mindestens zweimal unabhängig das Land erobert haben. Demnach sind

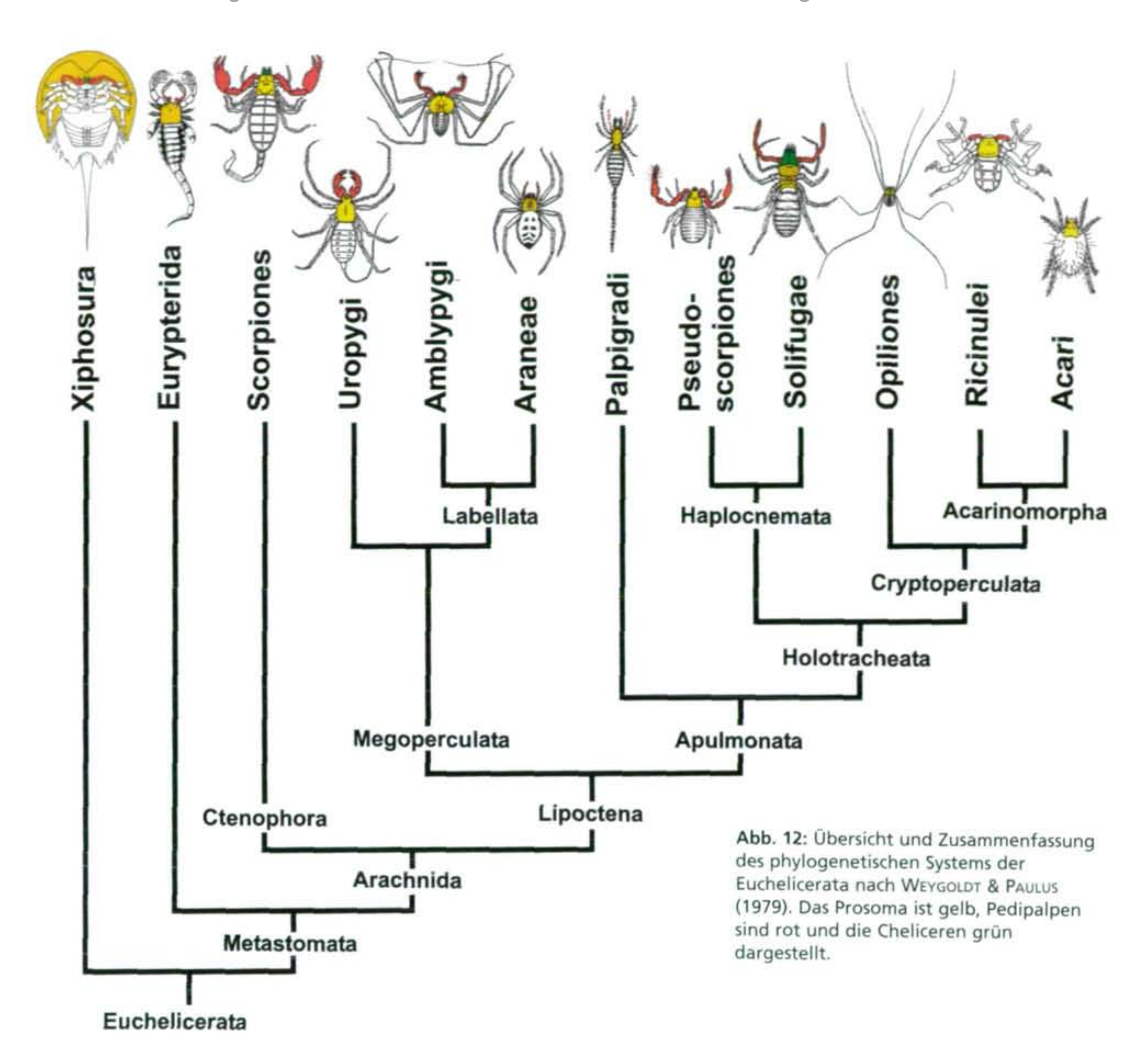


Abb. 12: Übersicht und Zusammenfassung des phylogenetischen Systems der Euchelicerata nach WEYGOLDT & PAULUS (1979). Das Prosoma ist gelb, Pedipalpen sind rot und die Cheliceren grün dargestellt.

wichtige Punkte der phylogenetischen Diskussion die Stellung der Scorpiones und ob die ursprünglichen Vertreter tatsächlich marin waren. Die andere Position geht von der Monophylie der Arachnida verbunden mit nur einer einmaligen Landeroberung durch die Stammart aus (PAULUS 1979, WEYGOLDT & PAULUS 1979, WEYGOLDT 1998).

Sowohl die kritische Betrachtung der frühen fossilen Scorpiones als auch die genauere Merkmalsanalyse der rezenten Vertreter lassen mich massiv daran zweifeln, dass diese marin waren. Die wichtigsten Argumente, nämlich Besitz von noch Facettenaugen und Besitz von noch Kiemen sind in den Darstellungen entweder eindeutig falsch interpretiert (Facettenaugen) oder nicht sehr überzeugend (Kiemen, siehe hier auch WEYGOLDT 1998). Die für eine terrestrische Lebensweise notwenigen Sinnesorgane: Umbau der Facettenaugen zu lateralen Linsen, Trichobotrien oder Spaltsinnesorgane sind in ihrem Feinbau auf Grund der hohen Komplexität wahrscheinlich jeweils nur einmal entstanden zu interpretieren, dass damit auch die Monophylie der Arachnida einerseits als auch der nur einmalige Landgang anzunehmen ist. Dies gilt auch im speziellen Fall für die Scorpiones für den Besitz der Kämme. Von ihrer Feinstruktur, den Funktionen als Kontaktchemorezeptoren gekoppelt mit Mechanorezeption, sind sie eindeutig komplexe Sinnesorgane für ein Leben an Land. Da auch jene mutmaßlichen marinen, sehr frühen fossilen Scorpiones solche Kämme hatten, spricht dies im Ver-

band der übrigen Argumente ebenfalls eindeutig gegen eine unabhängige Entstehung der terrestrischen Arachnida. Da in der vorliegenden Analyse, aber auch in denen vieler Paläontologen oder der molekularen Stammbaumanalysen keine Evidenzen für ein Schwestergruppenverhältnis der Scorpiones mit den Pseudoscorpiones gefunden werden konnten, halte ich unseren 1979 vorgeschlagenen Stammbaum für im Prinzip richtig (Abb. 12). Ähnlich wie damals strittig sind die Positionen der Palpigradi und auch der Opiliones.

6 Zusammenfassung

WEYGOLDT & PAULUS (1979) und SHULTZ (1990) erarbeiteten zwei Stammbäume, die sich in wesentlichen Punkten deutlich unterscheiden. Ein wichtiger Punkt in beiden Grunddiskussionen ist die Stellung der Skorpione. Erstere Autoren betrachten die Scorpiones als Schwestergruppe zu allen übrigen Arachnida, während SHULTZ sie als Schwestergruppe der Pseudoscorpiones ansieht. In neueren Untersuchungen vor allem der fossilen Scorpiones wird auch ein Schwestergruppenverhältnis der Scorpiones zu den Eurypterida diskutiert (vor allem Paläontologen). Dies hat die Annahme einer Polyphylie der Arachnida zur Folge. Eine andere Diskussion ist die Frage, ob die Arachnida nur einmal das Land erobert haben (so PAULUS & WEYGOLDT) oder mehrfach (so SHULTZ und einige Paläontologen). Es wird in der Arbeit aufgezeigt, dass vor allem die Konstruktion der Sinnesorgane und ihre damit verknüpften Funktionen sowohl für eine Monophylie der Arachnida als auch für ein nur einmalige Eroberung des Landes sprechen. Das daraus resultierende phylogenetische System der Euchelicerata wird mit Hilfe von Synapomorphien diskutiert.

7 Literatur

ABZHANOV A., POPADIC A. & T.C. KAUFMAN (1999): Chelicerate Hox genes and the homology of arthropod segments. — Evol. Developm. **1** (2): 77–89.

ALBERTI G. (1979): Zur Feinstruktur der Spermien und Spermiocytogenese von Prokoenenia wheeleri (Palpigradi, Arachnida). — Zoomorphologie **94**: 111–120.

ALBERTI G. (1980): Zur Feinstrukrur des Hodenepithels und der Spermien von Eusimonia mirabilis (Solifugae, Arachnida). — Zool. Anz. **204**: 345–352.

ALBERTI G. (1991): On sperm ultrastructure and systenmatics of Arachnida with special emphasis on Araneae and Acari. — In: BACCETTI B. (Ed.): Comparative Spermatology 20 Years After. Raven Press, New York: 929–936.

ALBERTI G. (1983): Fine structure of scorpion spermatozoa (*Buthus occitanus*, Buthidae, Scorpiones). — J. Morphol. **177**: 205–212.

ALBERTI G. (1990): Comparative spermatology in Araneae. — Acta Zool. Fennica **190**: 17–34.

ALBERTI G. (1995): Comparative spermatology of Chelicerata. — In: JAMIESON B.G.M., AUSIO J. & J.-L. JUSTINE (Eds.): Advances in Spermatozoal Phylogeny and Taxonomy. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. **166**: 203–230.

ALBERTI G. (2000): 8. Chelicerata. - In: ADIYODI K.G. & R.G. ADIYODI (Eds.): Reproductive Biology of Invertebrates. Vol. IX, part B (JAMIESON B.G.M., Ed.: Progress in male gamete ultrastructure and phylogeny). Oxford & IBH Publ. New Dehli & Calcutta: 311–388.

ALBERTI G. & A.V. PERETTI (2002): Fine structure of male genital system and sperm in Solifugae does not support a sister-group relationship with Pseudoscorpiones (Arachnida). — J. Arachnol. **30**: 268–274.

ANDERSON D.T. (1973): Embryology and phylogeny in annelids and arthropods. — Pergamon Press, Oxford.

ANDERSON L.I. & P.A. SELDEN (1997): Opisthosomal fusion and phylogeny of palaeozoic Xiphosura. — Lethaia **30**: 19–31.

ANGERMANN H. (1957): Über Verhalten, Spermatophorenbildung und Sinnesphysiologie von *Euscorpius italicus* HBST. und verwandten Arten (Scorpiones, Chactidae). — Z. Tierpsychol. **14**: 276–302.

AX P. (1984): Das Phylogenetische System. — G. Fischer Verlag, Stuttgart.

AX P. (1999): Das System der Metazoa II. Ein Lehrbuch der phylogenetischen Systematik. — G. Fischer Verlag, Stuttgart: 1–384.

BARTH F.G. & A. LIBERA (1976): Ein Atlas der Spaltsinnesorgane von *Cupiennius salei* KEYS (Chelicerata, Araneae). — Z. Morph. Tiere **68**: 343–369.

BARTH F.G. & J. STAGL (1976): The slit sense organs in Arachnids. A comparative study of their to-

pography on the walking legs (Chelicerata, Arachnida). — Zoomorphology **86**: 1–23.

BÖRNER C. (1902): Arachnologische Studien II. und III. — Zool. Anz. **25**: 433–466.

BOUDREAUX H.B. (1979): Significance of intersegmental tendon system in arthropod phylogeny and a monophyletic classification of Arthropoda. — In: GUPTA A.P. (Ed.): Arthropod Phylogeny. Van Nostrand Reinhold, New York, London: 551–586.

BOURGOIN T. & B.C. CAMPBELL (2002): Inferring a phylogeny for Hemiptera: Falling into the "Autapomorphic Trap". — Denisia **4**: 67–82.

BROWNELL P.H. (1977): Compressional and surface waves in sand: used by desert scorpions to locate prey. — Science **197**: 479–482.

BROWNELL P. H. & R.D. FARLEY (1974): The organization of the malleolar sensory system in the solpugid *Chanbria* sp. — Tissue Cell **6** (3): 471–485.

BROWNELL P. & R.D. FARLEY (1979): Orientation to vibrations in sand by the nocturnal scorpion *Paruroctonus mesaensis*: mechanism of target localization. — J. Comp. Physiol. A **131**: 31–38.

BUDD G. E. (2002): A palaeontological solution to the arthropod head problem. — Nature **417**: 271–275.

CARTHY J.D. (1966): Fine structure and function of the sensory pegs on the scorpion pectine. — Experientia **22**: 1–3.

CARTHY J.D. (1968): The pectines of scorpions. — Symp. zool. Soc. Lond. **23**: 251–261.

CLOUDSLEY-THOMPSON J.L. (1955): On the function of the pectines of scorpions. — Ann. Mag. nat. Hist. (12) **8**: 556–560.

COOK C.E., SMITH M.L., TELFORD M.J., BASTIANELLO A. & M. AKAM (2001): Hox genes and the phylogeny of the arthropods. — Current Biol. **11**: 759–763.

DAMEN W. G.M., HAUSDORF M., SEYFARTH E.-A. & D. TAUTZ (1998): A conserved mode of head segmentation in arthropods revealed by the expression pattern of Hox genes in a spider. — PNAS **95** (18): 10665–10670.

DELLA CAVE L. & A.M. SIMONETTA (1989): Early Paleozoic Arthropoda and problems of Arthropod phylogeny; with some notes on taxa of dubious affinities. — In: SIMONETTA A.M. & S.C. MORRIS (Eds.): The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa. Proc. Int. Symp. (Univ. Camerino, Italy, 27-31 March). Cambridge Univ. Press, Cambridge, New York: 1–296.

DOHLE W. (1980): Sind die Myriapoden eine monophyletische Gruppe? — Abh. naturwiss. Ver. Hamburg **23**: 45–104.

DOHLE W. (1997): Are the insects more closely related to the crustaceans than to the myriapods? — Entomol. Scandinavica Suppl. **51**: 7–16.

DOHLE W. (1998): Myriapod-insect relationships as opposed to an insect-crustacean sister group relationship. — In: FORTEY R.A. & R.H. THOMAS (Eds.): Arthropod Relationships. Chapman & Hall, London: 305–315.

DOHLE W. (2001): Are the insects terrestrial crustaceans? A discussion of some new facts and arguments and the proposal of the proper name 'Tetraconata' for the monophyletic unit Crustacea + Hexapoda. — Ann. Soc. Entomol. France **37**: 85–103.

DUNLOP J.A. (2002): Character states and evolution of the chelicerate claws. — In: TOFT S. & N. SCHARFF (Eds.): Europ. Arachnol. 2000. Aarhus Univ. Press, Aarhus: 345–354.

DUNLOP J.A.D. & S.J. BRADDY (1997): Slit-like structures on the prosomal appendages of the eurypterid *Baltoeurypterus*. — Neues Jb. Geol. Paläontol., Monatshefte **1997** (1): 31–38.

DUNLOP J.A. & P.A. SELDEN (1998): The early history and phylogeny of the chelicerates. — In: FORTEY R.A. & R.H. THOMAS (Eds.): Arthropod Relationships. Syst. Assoc. Spec. Vol. Ser. **55**, Chapman & Hall, London: 221–235.

DUNLOP J.A. & M. WEBSTER (1999): Fossil evidence, terrestrialization and arachnid phylogeny. — J. Arachnol. **27**: 86–93.

EDGECOMBE G.D., WILSON G.D.F., COLGAN D.J., GRAY M.R. & G. CASSIS (2000): Arthropod cladistics: Combined analysis of histone H3 and U2 snRNA sequences and morphology. — Cladistics **16**: 155–203.

EVANS G.O. (1992): Principles of Acarology. — CAB International, Cambridge.

FAHRENBACH W.H. (1968a): The morphology of eyes of *Limulus*. I. Cornea and the epidermis of the compound eye. — Z. Zellforsch. **87**: 278–290.

FAHRENBACH W.H. (1968b): The morphology of eyes of *Limulus*. II. Ommatidia of the compound eye. — Z. Zellforsch. **93**: 451–483.

FAHRENBACH W.H. (1970): The morphology of eyes of *Limulus*. III. The lateral rudimentary eye. — Z. Zellforsch. **105**: 303–316.

FAHRENBACH W.H. (1971): The morphology of the *Limulus* visual system. IV. The lateral optic nerve. — Z. Zellforsch. **114**: 532–545.

FIRSTMAN B. (1973): The relationship of the chelicerate arterial system to the evolution of the endosternite. — J. Arachnol. **1**: 1–54.

FOELIX R.F. & G. MÜLLER-VORHOLT (1983): The fine structure of scorpion sensory organs. II. Pecten sensilla. — Bull. Br. arachnol. Soc. **6** (2): 68–74.

FORTEY R.A. & R.H. THOMAS (1998; Eds.): Arthropod Relationships. — Syst. Assoc. Spec. Vol. Ser. **55**, Chapman & Hall: London: 1–383.

FRIEDRICH M. & D. TAUTZ (1995): Ribosomal DNA phylogeny of the major extant arthropod classes and the evolution of myriapods. — Nature **376**: 165–167.

FRIEDRICH M. & D. TAUTZ (2001): Arthropod rDNA phylogeny revisited: A consistency analysis using Monte Carlo simulation. — Annales

Soc. Entomolo. France **37** (1-2): 21–40.

FRYER G. (1996): Reflections on arthropod evolution. — Biol. J. Linn. Soc. **58**: 1–55.

FOELIX R.F. (1985): Sensory nerves and peripheral synapses. — In: BARTH F.G. (Ed.): Neurobiology of Arachnids. Springer, Berlin: 189-200.

GAFFIN D.D. (2002): Electrophysiological evidence for synaptic interactions within chemosensory sensilla in scorpions. — Microsc. Res. Techn. **58**: 325–334.

GAFFIN D.D. & P.H. BROWNELL (1992): Evidence of chemical signaling in the sand scorpion, *Paruroctonus mesaensis* (Scorpionida: Vejovidae). — Ethology **91**:59:69.

GAFFIN D.D. & P.H. BROWNELL (1997a): Chemosensitivity of pectinal peg sensilla on scorpion pectines. — J. Comp. Physiol. A **181**: 291–300.

GAFFIN D.D. & P.H. BROWNELL (1997b): Response properties of chemosensory peg sensilla on the pectines of scorpions. — J. Comp. Physiol. A **181**: 291–300.

GAFFIN D.D. & P.H. BROWNELL (1997c): Synaptic interaction within chemosensory peg sensilla of scorpion pectines. — J. Comp. Physiol. A **181**: 301–307.

GAFFIN D.D. & P.H. BROWNELL (2001): Chemosensory behavior and physiology. — In: BROWNELL P.H. & G.A. POLIS (Eds.): Scorpion Biology and Research. Oxford Univ. Press: 184–203.

GAFFIN D.D., WENNSTROM K.L. & P.H. BROWNELL (1992): Water detection in the desert sand scorpion *Paruroctonus mesaensis* (Scorpionida, Vaejovidae). — J. Comp. Physiol. A **170**: 623–629.

GARCIA-MACHADO E., PEMPERA M., DENNEBOUY N., OLIVA-SUAREZ M., MOUNOLOU J. C. & M. MONNEROT (1999): Mitochondrial genes collectively suggest the paraphyly of Crustacea with respect to Insecta. — J. Mol. Evol. **49** (1): 142–149.

GAUBERT P. (1892): Recherches sur les organes des sens et sur les systèmes tégumentaire, glandulaire et musculaire des appendices des Arachnides. — Annales Sci. Nat., Zool. (7) **13**: 31–185.

GIRIBET G. & C. RIBERA (2000): A review of arthropod phylogeny: New data based on ribosomal DNA sequences and direct character optimization. — Cladistics **16**: 204–231.

GIRIBET G., EDGECOMBE G.D. & W.C. WHEELER (2001): Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. — Nature **413**: 157–161.

GIRIBET G., EDGECOMBE G.D., WHEELER W.C. & C. BABITT (2002): Phylogeny and systematic position of Opiliones: A combined analyses of chelicerate relationships using morphological and molecular data. — Cladistics **18**: 5–70.

GRASHOFF M. (1978): A model of the evolution of the main chelicerate groups. — Symp. Zool. Soc. London **42**: 273–284.

HAAS M.S., BROWN S.J. & R.W. BEEMAN (2001): Pondering the procephalon: the segmental origin of the labrum. — Developm. Genes Evol. **211**: 89–95.

HAMMEN L. VAN DER (1972): A revised classification of the mites (Arachnidea, Acarida) with diagnoses, a key and notes of phylogeny. — Zool. Mededel. Leiden **47**: 273–292.

HAMMEN L. VAN DER (1977): A new classification of Chelicerata. — Zool. Meded. (Leiden) **51**: 307–319.

HAMMEN L. VAN DER (1979): Comparative studies in Chelicerata I. The Cryptognomae (Ricinulei, Architarbi and Anactinotrichida). — Zool. Verhandelingen Leiden **174**: 1–62.

HAMMEN L. VAN DER (1982): Comparative studies in Chelicerata II. Epimerata (Palpigradi and Actinotrichida). — Zool. Verhandelingen Leiden **196**: 1–78.

HAMMEN L. VAN DER (1986): Comparative studies in Chelicerata IV. Apatellata, Arachnida, Scorpionida, Xiphosura. — Zool. Verhandelingen Leiden **226**: 1–52.

HAMMEN L. VAN DER (1989): An Introduction to Comparative Arachnology. — SPB Academic Publ., The Hague.

HANSEN H. (1917): On the trichobothria ("sensory hairs") in Arachnida, Myriopoda, and insects, with a summary of the external sensory organs in Arachnida. — Ent. Tidskr. **38**: 240–259.

HANSEN H.J. (1893): Organs and characters in different orders of arachnids. — Entomologiske Meddelelser **4**: 135–251.

HANSTRÖM B. (1926): Eine genetische Studie über die Augen und Sehzentren von Turbellarien, Anneldien und Arthropoden. — Kgl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. (3) **4**: 3–176.

HANSTRÖM B. (1928): Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbellosen Tiere. — Berlin: 1–628.

HANSTRÖM B. (1940): Inkretorische Organe, Sinnesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen. — K. Svenska Vetonsky Akad. Handl. **18** (8): 1–266.

HENNIG W. (1950): Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. — Deutscher Zentralverlag Berlin.

HENNIG W. (1966): Phylogenetic Systematics. — Univ. Illinois Press, Urbana, Chicago.

HOFFMANN C. (1967): Bau und Funktion der Trichobothrien von *Euscorpius carpathicus* L. — Z. vgl. Physiol. **54**: 290–352.

HUGHES C.L. & T.C. KAUFMAN (2002): Hox genes and the evolution of the arthropod body plan. — Evol. Developm. **4** (6): 459–499.

HWANG U.W., FRIEDRICH M., TAUTZ D., PARK C. J. & W. KIM (2001): Mitochondrial protein phylogeny joins myriapods with chelicerates. — Nature **413**: 154–157.

JERAM A.J. (1998): Phylogeny, classification and evolution of Silurian and Devonian scorpions. — In: SELDEN P.A. (Ed.): Proc. 17th Europ. Coll. Arachnolo., Edinburgh: 17–31.

JERAM A. J., SELDEN P.A. & D. EDWARDS (1990): Land animals in the Silurian: arachnids and myriapods from Shropshire, England. — Science **250**: 658–666.

JESPERSEN A. (1978): The fine structure of spermiogenesis in the Amblypygi and Uropygi (Arachnida) — Zoomorphology **89**: 237–250.

JOHANNSON G. (1933): Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Entwicklung des Gehirns von *Limulus polyphemus*. — Acta Zool. (Stockholm) **14**: 1–100.

KJELLESVIG-WAERING E.N. (1986): A restudy of the fossil Scorpionida of the world. — Palaeont. Am. **55**: 1–287.

KRAPF D. (1988): Prey localization by trichobothria of scorpions. — Europ. Arachnol. Coll., Berlin, Abstr.: 29.

KRAUS O. (1976): Zur phylogenetischen Stellung und Phylogenie der Chelicerata. — Entomol. Germ. **3**: 1–12.

KUKALOVÁ-PECK J. (1992): The "Uniramia" do not exist. — Can. J. Zool. **70**: 236–255.

LANKESTER E.R. (1881): *Limulus*, an arachnid. — Quart. J. Microscop. Sci. **23**: 504–548, 609–649.

LAUTERBACH K.-E. (1973): Schlüsselereignisse in der Evolution der Stammgruppe der Euarthropoda. — Zool. Beitr. Berlin (N.F.) **19**: 251–299.

LAUTERBACH K.-E. (1980a): Schlüsselereignisse in der Evolution des Grundplans der Mandibulata (Arthropoda). — Abh. naturwiss. Ver. Hamburg N.F. **23**, 105–161.

LAUTERBACH K.-E. (1980b): Schlüsselereignisse in der Evolution des Grundplans der Arachnata (Arthropoda). — Abh. Naturwiss. Ver. Hamburg N.F. **23**: 163–327.

LAUTERBACH K.-E. (1983): Synapomorphien zwischen Trilobiten- und Cheliceratenzweig der Arachnata. — Zool. Anz. Jena **210**: 213–238.

LINDQUIST E.E. (1984): Current theories on the evolution of major groups of Acari and on their relationships with other groups of Arachnida, with consequent implications for their classification. — In: GRIFFITHS D.A. & BOWMAN C.E. (Eds): Acarology VI (Volume 1). John Wiley & Sons, New York: 28–62.

LINSENMAIR K.E. (1968): Anemotaktische Orientierung bei Skorpionen (Chelicerata, Scorpiones). — Z. vgl. Physiol. **60**: 445–449.

MANTON S.M. (1964): Mandibular mechanisms and the evolution of arthropods. — Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B **264**: 1–183.

MANTON S.M. (1973): Arthropod phylogeny – a modern synthesis. — J. Zool. Proc. Zool. Soc. (London) **171**: 111–130.

MANTON S.M. (1977): The Arthropoda. Habits, Functional Morphology and Evolution. — Clarendon Press, Oxford.

MEGLITSCH P.A. & F.R. SCHRAM (1991): Invertebrate Zoology. — Oxford University Press, Oxford.

MEßLINGER K. (1987): Fine structure of scorpion trichobothria (Arachnida, Scorpiones). — Zoomorphology **107**: 49–57.

MITTMANN B. & G. SCHOLTZ (2003): Development of the nervous system in the „head" of *Limulus polyphemus* (Chelicerata: Xiphosura): morphological evidence for a correspondence between the segments of the chelicerae and and of the (first) antennae of Mandibulata. — Dev. Genes Evol **213** (1): 9–17.

MORITZ M. (1993): 1. Unterstamm Arachnata. — In: GRUNER H.-E. (Hrsg.): Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Bd. I. 4.Teil. G. Fischer Verlag, Jena, Stuttgart.

OSORIO D., AVEROF M. & J.P. BAKON (1995): Arthropod evolution: Great brains, beautiful bodies. — Trends in Ecol. & Evol. (TREE) **10** (11): 449–454.

OSORIO D., BAKON J.P. & P.M. WHITINGTON (1997): The evolution of the arthropod nervous system. — Amer. Sc. **85**: 244–253.

PAULUS H.F. & P. WEYGOLDT (1996): Arthropoda, Gliederfüßer. — In WESTHEIDE W. & R. RIEGER (Hrsg.): Spezielle Zoologie Teil 1, Einzeller und Wirbellose Tiere. G. Fischer Verlag: Stuttgart, Jena, New York: 411–419.

PAULUS H.F. (1972): Die Feinstruktur der Stirnaugen einiger Collembolen (Insecta, Entognatha) und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Insekten. — Z. zool. Syst. Evolutionsf. **10**: 81–122.

PAULUS H.F. (1979): Eye structure and the monophyly of the Arthropoda. — In: GUPTA A.P. (Ed.): Arthropod phylogeny. Van Nostrand Reinhold Co: New York, London: 299–383.

PAULUS H.F. (1986): Evolutionswege zum Larvalauge der Insekten – Ein Modell für die Entstehung und Ableitung der ozellären Lateralaugen der Myriapoda von Facettenaugen. — Zool. Jb. Syst. **113** (3): 353–371.

PAULUS H.F. (1989): Das Homologisieren in der Feinstrukturforschung: Das Bolwig-Organ der höheren Dipterenlarven und seine Homologisierung mit Stemmata und Ommatidien eines ursprünglichen Facettenauges der Mandibulata. — Zool. Beitr. N.F. **32** (3): 437–478.

PAULUS, H.F. (1996): Euarthropoda, Gliederfüßer i.e.S. — In: WESTHEIDE W. & R. RIEGER (Hrsg.): Spezielle Zoologie. Teil 1, Einzeller und Wirbellose Tiere. G. Fischer Verlag: Stuttgart, Jena, New York: 435–444.

PAULUS H.F. (2000): Phylogeny of the Myriapoda – Crustacea – Insecta: A new attempt using photoreceptor structures. — J. Zool. Syst. Evol. Research **38**: 189–208.

PAULUS H.F. (2003): Von den Augen der Collembola zur Phylogenie der Arthropoda: Können Augenstrukturen Argumente zu den Fragen der Monophylie der Pancrustacea, Tracheata oder Hexapoda liefern ? — Schriften Ver. Verbreit. naturwiss. Kenntnisse (Wien) **141**: 29–67.

PETRUNKEVITCH A. (1922): The circulatory system and segmentation in Arachnida. — J. Morphol.

36: 157–185.

PETRUNKEVITCH A. (1955/1960): Arachnida. — In: MOORE R.C. (Ed.): Treatise on Invertebrate Palaeontology, part P, Arthropoda 2 (Chelicerata). Geol. Soc. America, Univ. Kansas Press, Lawrence: 42–162.

PITTARD K. & R.W. MITCHELL (1972): Comparative morphology of the life stages of *Cryptocellus pelaezi* (Arachnida, Ricinulei). — Grad. Stud. Texas techn. Univ. 1: 1–77.

PLATNICK N.I. & M.U. SHABAD (1976): On Colombian *Cryptocellus* (Arachnida, Ricinulei). — Ann. Mus. Novitates 2605: 1–17.

POLLITT J. R., BRADDY S.J. & J.A. DUNLOP (2004): The phylogenetic position of the extinct arachnid order Phalangiotarbida HAASE, 1890. — Transa. Roy. Soc. Edinburgh (im Druck).

REGIER J.C. & J.W. SHULTZ (1997): Molecular phylogeny of the major arthropod groups indicates polyphyly of crustaceans and a new hypothesis for the origin of hexapods. — Mol. Biol. Evol. 14: 902–913.

REGIER J.C. & J.W.SHULTZ (1998): Molecular phylogeny of arthropods and the significance of the Cambrian „explosion" for molecular systematics. — Amer. Zool. 38: 918–928.

REIßLAND A. & P. GÖRNER (1985): Trichobothria. — In: BARTH F.G. (Ed.): Neurobiology of Arachnids. Springer Verl., Berlin: 138–161.

SCHOLL G. (1977): Beiträge zur Embryonalentwicklung von *Limulus polyphemus* (Chelicerata, Xiphosura). — Zoomorphology 86: 99–154.

SCHOLTZ G. (1994): Head segmentation in Crustacea: an immunocytochemical study. — Zool. Anal. Complex Systems 98 (2): 104–114.

SCHOLTZ G. (1997): Cleavage, germ band formation and head segmentation: the ground pattern of the Euarthropoda. — In: FORTEY R.A. & R.H. THOMAS (Eds.): Arthropod Relationships. Chapman & Hall, London.

SCHOLTZ G. (2001): Evolution of developmental patterns in arthropods - the analysis of gene expression and its bearing on morphology and phylogenetics. — Zoology (Jena, Germany) 103 (3–4): 99–111.

SCHRAM F.R. (1978): Arthropods: A convergent phenomenon. — Fieldiana Geol. 39: 61–108.

SCHRÖDER O. (1908): Die Sinnesorgane der Skorpionskämme. — Z. wiss. Zool. 33: 436–444.

SELDEN P.A. (1992): Revision of the fossil Ricinuleids. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Earth Sci. 83: 595–634.

SELDEN P.A., SHEAR W.A. & P.M. BONAMO (1991): A spider and other arachnids from the Devonian of New York, and reinterpretations of Devonian Araneae. — Palaeontology 34: 241–281.

SHAROV A.G. (1966): Basic arthropodan stock with special reference to insects. — Pergamon Press, Oxford: 1–271.

SHEAR W.A. & J. KUKALOVÁ-PECK (1990): The ecology of paleozoic terrestrial arthropods: the fossil evidence. — Can. J. Zool. 68: 1807–1834.

SHULTZ J.W. (1989): Morphology of locomotory appendages in Arachnida: Evolutionary trends and phylogenetic implications. — Zool. J. Linn. Soc. 97: 1–56.

SHULTZ J.W. (1990): Evolutionary morphology and phylogeny of Arachnida. — Cladistics 6: 1–38.

SHULTZ J.W. (2001): Gross muscular anatomy of *Limulus polyphemus* (Xiphosura, Chelicerata) and its bearing on evolution in the Arachnida. — J. Arachnol. 29: 283–303.

SHULTZ J.W. & J.C. REGIER (2000): Phylogenetic analysis of arthropods using two nuclear protein-encoding genes supports a crustacean + hexapod clade. — Proc. R. Soc. Lond. B 267: 1011–1019.

SIEWING R. (1985; Hrsg.): Lehrbuch der Zoologie. Bd. 2. — G. Fischer Verlag, Stuttgart.

SMITH E.L. (1990): An arthropod morphologist looks at six hundred million years of chelicerate evolution. — Newsletter, Amer. Arachnol. Soc. 42: 3–5.

SNODGRASS R.E. (1938): Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda. — Smithson. Misc. Collect. 97: 1–159.

SPREITZER A. & R.R. MELZER (2003): The nymphal eyes of *Parabuthus transvaalicus* PURCELL 1899 (Buthidae): an accessory lateral eye in a scorpion. — Zool. Anz. 242: 137–143.

STOCKWELL S.A. (1990): Revision of the Phylogeny and Higher Classification of Scorpions (Chelicerata). — Ph. D. Diss. Univ. California, Berkeley. Univ. Microfilms Intern., Ann Arbor, Michigan: 1–413 [web-Publikation].

STØRMER L. (1955): Merostomata. — In: MOORE R.C. (Ed.): Treatise on Invertebrate Palaeontology, part P, Arthropoda 2. Geol. Soc. America, Univ. Kansas Press, Lawrence: 4–41.

STØRMER L. (1970): Arthropods from the Lower Devonian (Lower Emsian) of Alken an der Mosel, Germany. Part 1. Arachnida. — Senckenbergiana Lethaea 51: 335–369.

STRAUSFELD N.J. (1998): Crustacean - insect relationships: The use of brain characters to derive phylogeny amongst segmented invertebrates. — Brain Behav. Evol. 52: 186–206.

STÜRZL W., KEMPTER R. & J.L. VAN HEMMEN. (2000): Theory of arachnid prey localization. — Physical Review Letters 84 (24): 5668–5671.

SUDHAUS W. & K. REHFELD (1992): Einführung in die Phylogenetik und Systematik. — G. Fischer Verlag, Stuttgart.

TELFORD M.J. & R.A. THOMAS (1998): Expression of homeobox genes shows chelicerate arthropods retain their deutocerebral segment. — Proc. Natl Acad. Sci. USA 95: 10671–10675.

TIEGS O.W. & S.M. MANTON (1958): The evolution of the Arthropoda. — Biol. Rev. 33: 255–337.

TURBEVILLE J.M., PFEIFER D.M., FIELD K.G. & R.A. RAFF (1991): The phylogenetic status of arthro-

pods, as inferred from 18S rRNA sequences. — Molec. Biol. Evol. 8: 669–686.

WÄGELE J.W. (1994): Review of methodological problems of „computer cladistics" exemplified with a case study on isopod phylogeny (Crustacea, Isopoda). — Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 32: 81–107.

WALOSSEK D. (1993): The Upper Cambrian *Rehbachiella kinnekullensis* MÜLLER, 1983, and the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea. — Fossils and Strata 32: 1–202, 54 text figures, 34 plates.

WESTHEIDE W. & R. RIEGER (1996/2004): Spezielle Zoologie. Teil 1: Einzeller und Wirbellose Tiere. — Spektrum Akad. Verlag, Stuttgart: 1–919.

WEYGOLDT P. & H.F. PAULUS (1979): Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. I. Morphologische Untersuchungen. — Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 17: 85–116.

WEYGOLDT P. & H.F. PAULUS (1979): Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. II. Kladogramme und die Entfaltung der Chelicerata. — Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 17: 177–200.

WEYGOLDT P. (1986): Arthropod interrelationships – the phylogenetic – systematic approach. — Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 24: 19–35.

WEYGOLDT P. (1998): Evolution and systematics of the Chelicerata. — Exp. Appl. Acarol. 22: 63–79.

WEYGOLDT P. & H.F. PAULUS (1979): Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. I. Morphologische Untersuchungen. — Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.17: 85–116.

WEYGOLDT P. & H.F. PAULUS (1979): Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. II. Kladogramme und die Entfaltung der Chelicerata. — Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 17: 177–200.

WHEELER W.C. (1998a): Molecular systematics and arthropods. — In: EDGECOMBE G.D. (Ed.): Arthropod Fossils and Phylogeny. Columbia Univ. Press, New York: 9–32.

WHEELER W.C. (1998b): Sampling, groundplans, total evidence and the systematics of arthropods. — In: FORTEY R.A. & R.H. Thomas (Eds.): Arthropod Relationships. Chapman & Hall, London: 87–96.

WHEELER W. C. & C.Y. HAYASHI (1998): The phylogeny of the extant chelicerate orders. — Cladistics 14:173–192.

WHEELER W.C., CARTWRIGHT P. & C.Y. HAYASHI (1993): Arthropod phylogeny: a combined approach. — Cladistics 9: 1–39.

WILLMER P. (1990): Invertebrate relationships. Patterns in animal evolution. — Cambridge Univ. Press, Cambridge.

WILLS M.A., BRIGGS D.E.G., FORTEY R.A. & M. WILKINSON (1995): The significance of fossils in understanding arthropod evolution. — Verh. Deutsch. Zool. Ges. 88: 203–215.

WILLS M.A., BRIGGS D.E.G. & R.A. FORTEY (1994): Disparity as an evolutionary index: A comparison of Cambrian and recent arthropods. — Paleobiology 20: 93–130.

WIRTH U. (1984): Die Struktur der Metazoen-Spermien und ihre Bedeutung für die Phylogenetik. — Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg 27: 295–362.

ZRZAVÝ J., HYPŠA V. & M. VLÁŠKOVÁ (1998): Arthropod phylogeny: taxonomic congruence, total evidence and conditional combination approaches to morphological and molecular data sets. — In: FORTEY R.A. & R.H. THOMAS (Eds.): Arthropod Relationships. Syst. Assoc. Spec. Vol. Ser. 55, Chapman & Hall: London: 97–107.

Anschrift des Verfassers:

o. Univ.-Prof. Dr. Hannes F. PAULUS
Institut für Zoologie
Abteilung Evolutionsbiologie
Althanstr. 14
A-1090 Wien, Austria
E-Mail: hannes.paulus@univie.ac.at